Série A, N° 2263
N° d'ordre : 3134

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Paul OZENDA
Agrégé-préparateur à l'École Normale Supérieure

1re THÈSE. — Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 19 juin 1948, devant la Commission d'examen

MM. PLANTEFOL, *Président.*
MANGENOT, DE CUGNAC } *Examinateurs.*

PARIS
JOUVE & Cie, ÉDITEURS
15, RUE RACINE, 15

1948

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Nom du Candidat : **OZENDA.**

Prénom : **Paul.**

Date de la soutenance : 19 juin 1949.

Numéro d'ordre : Série A, 2263. N° 3134.

1

OZENDA (Paul). — Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives. — *Paris*, Jouve et C^ie^ édit., 1949, in-8°, VIII-184 p., 126 fig. + 5 pl. h.-t.

(*Th. Sc. Nat. Paris, 1949. Série A. 2263. N° 3134*).

2

OZENDA (Paul). — Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives. — *Paris*, Jouve et C^ie^, édit., 1949, in-8°, VIII-184 p., 126 fig. + 5 pl. h.-t.

(*Th. Sc. Nat. Paris, 1949. Série A. 2263. N° 3134*).

3

OZENDA (Paul). — Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives. — *Paris*, Jouve et C^ie^, édit., 1949, in-8°, VIII-184 p., 126 fig. + 5 pl. h.-t.

(*Th. Sc. Nat. Paris, 1949. Série A. 2263. N° 3134*).

4

OZENDA (Paul). — Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives. — *Paris*, Jouve et C^ie^, édit., 1949, in-8°, VIII-184 p., 126 fig. + 5 pl. h.-t.

(*Th. Sc. Nat. Paris, 1949. Série A. 2263. N° 3134*).

ÉRIE A, N° 2263
° D'ORDRE : 3134

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Paul OZENDA
Agrégé-préparateur à l'Ecole Normale Supérieure

1re THÈSE. — Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 19 juin 1948, devant la Commission d'examen

MM. PLANTEFOL, *Président.*
MANGENOT, DE CUGNAC } *Examinateurs.*

PARIS
JOUVE & Cie, ÉDITEURS
15, RUE RACINE, 15

1948

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen. . . . . M. J. CABANNES

PROFESSEURS

L. BLARINGHEM.	T	Botanique.
G. JULIA.	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
A. DENJOY . . .	T	Théorie des Fonctions, et Topologie.
L. LUTAUD . . .	T	Géographie physique et Géologie dynamique.
E. DARMOIS. . .	T	Enseignement de Physique.
Robert LÉVY. .	T	Physiologie comparée.
Henri VILLAT. .	T	Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB. . . .	T	Géologie.
P. PASCAL. . . .	T	Chimie générale.
M. FRÉCHET. . .	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Mme RAMART-LUCAS	T	Chimie organique.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.
PAUTHENIER. . .	T	Electrotechnique générale.
De BROGLIE. . .	T	Théories physiques.
JOB	T	Chimie générale.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.
COMBES.	T	Physiologie végétale.
GARNIER	T	Géométrie supérieure.
PÉRÈS.	T	Mécanique rationnelle.
HACKSPILL . . .	T	Chimie minérale.
LAUGIER	T	Physiologie générale.
TOUSSAINT . . .	T	Technique Aéronautique.
M. CURIE	T	Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD. . . .	T	Hautes températures.
CHAZY	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.
CROZE	T	Physique théorique et Physique céleste.
DUPONT.	T	Théories chimiques.
VALIRON	T	Calcul différentiel et calcul intégral.
BARRABÉ	T	Géologie structurale et géologie appliquée.
VAVON	T	Analyse et mesures chimiques.
G. DARMOIS . .	T	Mathématiques générales.
Jacques BOURCART.		Géographie physique et Géologie dynamique.
AUBEL	T	Chimie biologique.
Mme JOLIOT-CURIE.	T	Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL. . .	T	Botanique.
CABANNES . . .	T	Recherches physiques.
GRASSÉ.	T	Evolution des êtres organisés
PRÉVOST		Chimie organique.
BOULIGAND . .	T	Application de l'analyse à la Géométrie.
CHAUDRON . . .	T	Chimie appliquée.
WYART.	T	Minéralogie.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT . . .	T	Biologie végétale.
P. AUGER. . . .	T	Physique quantique et relativité.
MONNIER		Physiologie générale.
PIVETEAU		Géologie.
ROCARD	T	Physique.
H. CARTAN. . .		Calcul différentiel.
SCHAEFFER. . .	T	Physiologie des fonctions.
LAFFITTE. . . .		Chimie (P. C. B.).
FAVARD.		Calcul des probabilités et Physique-Mathématique.
COULOMB. . . .	T	Physique du globe.
Mlle COUSIN . .		Biologie animale (P. C. B.).
CHRÉTIEN . . .		Chimie (P.C.B.)
DRACH		Zoologie.
KASTLER		Physique.
CHATELET	T	Arithmétique et théorie des nombres.
EPHRUSSI. . . .	T	Génétique.
WURMSER	T	Biologie physico-chimique.
BAUER.	T	Chimie-Physique.
RIVIÈRE.		Géologie (P. C. B.).
GAUTHERET. . .		Biologie Végétale (P. C. B.).
LUCAS		Physique.
MAX MORAND. .		Physique.
ARNULF		Optique appliquée.
A. THOMAS . . .		Evolution des êtres organisés.
SOLEILLET. . . .		Physique.
FORTIER.		Mécanique expérimentale des fluides.
DANJON	T	Astronomie.
FROMAGEOT . . .		Chimie biologique.
LAPORTE		Physique générale et Radioactivité.
JANET.		Mathématiques générales.
PETIT	T	Biologie maritime.
QUENEY	T	Météorologie et dynamique atmosphérique.
GALLIEN		Biologie animale (P.C.B.).
EICHORN		Biologie végétale (P.C.B.).
DE CUGNAC . . .		Biologie végétale (P.C.B.).
LAVAL		Physique (P.C.B.).
Mlle CAUCHOIS. .		Chimie-Physique.
THELLIER. . . .		Physique du Globe.
AUDUBERT . . .		Electrochimie.
L'HÉRITIER. . .		Génétique.

Secrétaire. . . . . Ch. MONIER

R.UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

A MES PARENTS

A MON MAITRE

M. LE PROFESSEUR PLANTEFOL

En témoignage de profonde gratitude.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550028_0042

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 1

I. — **Historique** 7
Première période 8
Deuxième période 10
A. Progression de la découverte 10
B. Progrès anatomiques 12
C. Vicissitudes systématiques 14

II. — **Matériel et Techniques** 17

PREMIÈRE PARTIE 24

III. — **Magnoliacées** 24
A. Généralités morphologiques 24
B. Systématique et distribution géographique 29
C. Histologie 32
D. Disposition topographique de l'appareil libéroligneux végétatif 35
E. Point végétatif 54
F Anatomie florale 60
G. Organogénie de la fleur 68
H. Plantule 74

IV. — **Schizandracées** 76
A. Appareil végétatif 78
B. Fleur staminée 80
C. Fleur pistillée 81

V. — **Anonacées** 85
A. Appareil végétatif 85
B. Point végétatif 89
C. Fleur 91
D. Plantule 94

VI. — **Dilléniacées et Groupes satellites** 95
A. Appareil végétatif 96
B. Point végétatif et plantule 99
C. Fleur 100

Appendice : Actinidiacées, Bixacées 102

VII. — **Quelques genres de position systématique discutée** . . . 103
A. Illicium 103
B. Paeonia 105
C. Eupomatia 107

DEUXIÈME PARTIE 109

VIII. — **Le système vasculaire, critérium phylogénique** 109
A. Influence de la forme et de la taille 111
B. Influence des soudures et des divisions 114
C. Structures vestigiales 116

IX. — **Interprétation de l'appareil végétatif** 119
A. La question du péricycle de la tige 119
B. Structure du point végétatif et différenciation de la tige 124
C. Evolution de la structure nodale 127

X. — **Interprétation des structures florales** 137
A. Le problème des sporophylles chez les Angiospermes 137
B. Les apports de l'étude des Apocarpiques 152

XI. — **Essai systématique et phylogénique** 160
A. Rapports entre les genres de Magnoliacées 160
B. Rapports des Magnoliacées et des Anonacées 164
C. Affinités des Schizandracées, Illiciacées et Euptéléacées . . . 166
D. Affinités des autres Magnoliales 167
E. Rapports entre les genres de Dilléniacées 167
F. Essai d'un groupement d'ensemble 170

RÉSUMÉ ET CONCLUSION 173

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 177

RECHERCHES
SUR LES DICOTYLÉDONES APOCARPIQUES

Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives

INTRODUCTION

Les recherches exposées ici ont leur origine dans un travail antérieur sur l'anatomie du pistil dans le genre Magnolia, *qui m'avait amené à constater que la structure du carpelle dans ce genre s'écartait sensiblement du type habituel et qu'elle était difficilement conciliable avec la théorie classique de l'interprétation des pièces florales. La présence d'un appareil vasculaire cortical et les relations des ovules avec les nervures carpellaires médianes soulevaient des difficultés dont la solution dépassait le cadre du genre* Magnolia.

J'ai ainsi été conduit à passer en revue les différentes interprétations qui, depuis une vingtaine d'années, ont été données du carpelle des Angiospermes. Elles varient considérablement suivant les auteurs, la méthode utilisée ou le matériel étudié. A la lecture attentive d'une centaine de publications portant sur ce sujet, il m'a semblé que la variable principale était le matériel, que le problème n'admettait peut-être pas une solution unique et que la théorie foliaire devait, pour un certain nombre de groupes d'Angiospermes, céder la place à d'autres théories, ou tout au moins être fortement amendée. Comme la plupart des controverses ont porté sur des types spécialisés, tels que les Crucifères, les Légumineuses ou les Orchidées, j'ai pensé qu'il fallait tout au contraire examiner le groupe des Apocarpiques qui est, de l'avis général, le plus primitif parmi les Angiospermes et par conséquent le plus susceptible d'avoir conservé des traces de l'origine des pièces florales. Et puisque c'est dans l'appareil libéro-ligneux floral que résidaient les anomalies que j'avais constatées chez les Magnolias, c'est vers l'étude de cet appareil que je me suis tout d'abord orienté, à la fois dans les Magnoliacées et dans les familles qui sont en relation directe avec elles.

D'autant plus que ces anomalies ne sont pas des faits isolés. La

relation des ovules avec la nervure médiane, que j'avais décrite chez les Magnolias, a été observée ensuite par Bailey *et* Nast *chez les Winteracées : je l'ai retrouvée également chez les Schizandracées.* Bailey *et* Nast *insistent beaucoup sur cette disposition, qui, selon eux, « provide a basis for re-interpreting the floral specializations of the Ranales and other Angiosperms ». Quant à l'appareil vasculaire cortical il existe (quoique beaucoup moins développé que chez les Magnoliacées) dans l'*Asimina triloba *(Anonacées) où il avait été décrit par* Smith *et signalé par lui comme une curiosité unique, à rechercher dans les autres Anonacées et les familles voisines.*

Mais l'appareil floral ne saurait être étudié indépendamment de l'appareil végétatif, lorsqu'il s'agit précisément de rechercher l'origine du premier dans le second. Or il est surprenant de constater à quel point l'anatomie interne des Dicotylédones apocarpiques est mal connue, en dépit de l'intérêt théorique qui a toujours été attaché à ces plantes. L'étude de l'histologie du bois et celle des appareils sécréteurs sont les deux pôles autour desquels se sont accumulées les recherches ; en revanche, l'anatomie topographique de leur appareil libéroligneux a été particulièrement négligée, et ce, même à une époque où le parcours des faisceaux était étudié méthodiquement dans presque toutes les familles d'Angiospermes. Sur la différenciation des feuilles à partir du point végétatif, sur celle de la fleur, sur l'anatomie de la plantule, les données sont tout aussi fragmentaires. J'ai donc entrepris l'étude de ces différentes questions. Pour les Magnoliacées, j'ai pu la faire d'une manière assez complète en raison de la facilité relative avec laquelle il est possible de recueillir des échantillons frais de ces plantes ; pour les autres familles examinées ici, j'ai utilisé au maximum le matériel dont je disposais, et j'ai dû faire largement appel à des échantillons d'herbier pour combler, ou tout au moins pour réduire les lacunes inévitables de tout travail effectué sur des groupes entièrement exotiques au cours de ces dernières années, alors que les collections de plantes acclimatées en France avaient beaucoup pâti et que les relations avec les botanistes lointains étaient encore malaisées.

Peut-être objectera-t-on que ce travail est trop étendu et ne descend pas assez dans les détails, en dehors des Magnoliacées. Au cours de l'étude que j'ai faite de ces dernières, je me suis rendu compte de l'homogénéité relative de leur anatomie, et les premiers

contacts que j'ai eus avec les autres familles m'ont permis de penser qu'il en était encore ainsi. Aussi j'ai préféré poursuivre une étude, que je savais devoir être limitée, de ces autres familles, plutôt que de m'attacher uniquement à une monographie des Magnoliacées. Je suis persuadé qu'il aurait été beaucoup plus délicat de tirer des conclusions d'une telle monographie que de cette étude d'ensemble des Apocarpiques ligneuses, qui reste toutefois appuyée essentiellement sur les Magnoliacées. « *The unfavorable results of a lack of broad surveys preliminary to specialized investigation are apparent throughout botany* » (Croizat, 1947).

Ce travail est divisé de la manière suivante. Après l'historique des recherches auxquelles avaient donné lieu les groupes étudiés ici, et l'indication du matériel et des techniques que j'ai utilisés, j'ai exposé le résultat de mes observations, famille par famille, en me limitant à la description des faits. Dans une seconde partie, j'ai repris ces résultats pour les confronter avec ceux des autres auteurs et les discuter. J'ai ainsi, dans toute la mesure du possible, dissocié l'exposé des faits et leur interprétation, et ceci pour deux raisons : tout d'abord pour permettre à ceux qui auront à juger ce travail de faire plus aisément le départ entre ma contribution personnelle dans le domaine des observations et la synthèse que j'ai essayé de faire de ces observations avec celles des auteurs précédents ; d'autre part, pour être plus assuré de laisser à la partie descriptive un caractère objectif et de n'être tributaire d'aucune des idées préconçues qui ont fini par prendre, dans l'anatomie végétale, une part inquiétante. A mon sens, dire par exemple qu'un faisceau sort de la stèle pour se rendre dans le pétiole représente une expression purement topographique, indépendante de toute hypothèse ontogénique ; et le terme de péricycle a simplement désigné la région qui entoure la stèle, avant que l'on ait pris l'habitude de lui attribuer implicitement la valeur d'une unité exactement délimitée et possédant des potentialités spéciales, c'est-à-dire de l'assimiler à un « feuillet » au sens que l'on donne à ce mot en embryologie animale. J'ai été amené, dans la seconde partie, à discuter ces points, et quelques autres, en fonction de mes observations et avec l'espoir de contribuer à rétablir un langage univoque qui éviterait bien des controverses purement verbeuses.

Et comme c'est la position des Apocarpiques à la base de l'échelle des Angiospermes, et par conséquent l'espoir de pouvoir aborder des problèmes généraux et réaliser ainsi davantage qu'une simple mono-

graphie, qui a orienté mon travail, c'est sous l'angle évolutif que j'ai envisagé la plupart des questions qui seront discutées plus loin, tout au moins lorsque je disposais d'un réseau d'observations assez serré pour permettre de dégager des séries qui ne soient pas de simples constructions intuitives. La phylogénie de caractères est, me semble-t-il, inséparable de la phylogénie des groupes dans lesquels on les étudie ; c'est-à-dire qu'une série évolutive concernant un caractère donné a beaucoup plus de chances d'être exacte lorsqu'on l'a tirée de l'étude d'un groupe naturel, plutôt que d'une chaîne d'exemples pris dans des groupes très différents, méthode fort suspecte qui peut permettre d'illustrer n'importe quelle idée erronée et créer l'illusion d'une démonstration, exactement comme la stroboscopie peut changer le sens apparent de rotation d'une roue. C'est pour cela notamment que dans l'étude de la structure nodale, dont Sinnot *et* Paul Bertrand, *entre autres, ont montré toute l'importance théorique, j'ai utilisé une centaine d'espèces et constaté d'ailleurs que seule une étude minutieuse à l'intérieur même des familles pouvait permettre d'éclairer le problème. Par contre, lorsqu'il s'est agi de rechercher dans quelle mesure l'appareil libéro-ligneux représente un organe conservateur, il importait d'assembler des exemples pris dans des groupes très variés pour avoir une idée d'ensemble de cette valeur conservative, que beaucoup d'anatomistes ont admise ou niée absolument* a priori, *et sans avoir fait l'enquête préalable que j'ai essayé pour ma part d'effectuer.*

Ce n'est pas a priori *d'ailleurs que j'ai considéré les familles sur lesquelles ont porté mes recherches comme des groupes naturels. Leur classification a subi depuis l'origine de très nombreuses variations, et les efforts des morphologistes et des systématiciens ont abouti à donner à chacune, sous sa forme actuelle, un contenu qui correspond assez bien à l'idée que nous pouvons avoir d'un groupe homogène et qui s'accorde en général assez exactement avec les données de l'histologie et de la distribution géographique. Les observations relatées dans la partie descriptive de ce travail, et notamment celles qui se rapportent à la disposition de l'appareil vasculaire, apportent une confirmation supplémentaire de cette homogénéité. Mais de plus, dans cet ensemble des Apocarpiques (ou « Ranales » au sens d'*Engler*) dont la systématique a été si longtemps fluctuante et où les affinités entre les groupes sont encore si complexes qu'on a pu parler d'un « ranalian plexus », tout apport de faits nouveaux est susceptible de*

suggérer quelques retouches. C'est l'objet de l'essai systématique qui termine ce travail ; sachant combien quelques années de recherches sont peu de chose en regard de la complexité du problème et de l'autorité de ceux qui l'ont abordé avant moi, c'est avec prudence que j'ai cherché à dégager les rapports entre les genres à l'intérieur des Magnoliacées et des Dilléniacées et à proposer quelques modifications à la systématique de leurs familles satellites.

*
* *

Ce travail a été effectué au Laboratoire de Botanique de l'École Normale Supérieure. Avant d'en exposer les résultats, je tiens à exprimer ma très profonde gratitude à M. le Professeur Plantefol, *Directeur du Laboratoire, pour la bienveillance qu'il m'a constamment témoignée depuis mon entrée à l'Ecole, et pour la confiance dont il m'a honoré en m'appelant ensuite aux fonctions d'Agrégé-Préparateur. Au cours des recherches que j'ai faites auprès de lui, d'abord pour mon diplôme d'Études Supérieures, puis pour ma thèse, ses conseils et ses encouragements m'ont toujours été particulièrement précieux.*

Je remercie aussi très vivement les maîtres qui ont bien voulu s'intéresser à mon travail : M. le Professeur Blaringhem, *Membre de l'Institut, qui a présenté mes notes à l'Académie des Sciences ; M.* Mangenot *et M.* de Cugnac, *Professeurs à la Sorbonne, qui ont accepté de faire partie de mon jury ; enfin M.* Gaussen, *Professeur à la Faculté de Toulouse, et M.* Emberger, *Professeur à la Faculté de Montpellier, qui m'ont fait profiter de leur expérience approfondie des questions d'anatomie et de phylogénie et m'ont encouragé à poursuivre mes efforts dans ce domaine parfois ingrat.*

Ce mémoire a été imprimé grâce à une subvention du Ministère de l'Éducation Nationale. J'adresse mes remerciements à M. le Professeur Plantefol *et au Conseil de la Faculté des Sciences de Paris, qui ont bien voulu proposer mon travail au bénéfice de cette subvention.*

CHAPITRE I

HISTORIQUE

L'ensemble des plantes étudiées dans le présent travail correspond aux trois familles des Magnoliacées, Anonacées et Dilléniacées et à des familles satellites de moindre importance. Il équivaut approximativement aux trois ordres des Magnoliales, Anonales et Dilleniales d'Hutchinson, c'est-à-dire à une partie numériquement importante des Ranales d'Engler.

La systématique de ces groupes a subi de très notables variations. Sous peine de rendre cet exposé inintelligible, il est nécessaire de préciser tout d'abord quelques points de nomenclature.

La classification la plus utilisée actuellement est celle d'Engler-Prantl, qui réunit dans un même ordre une vingtaine de familles de Dialypétales considérées comme primitives. Leurs caractères généraux, d'après le *Syllabus der Pflanzenfamilien* (1923), sont les suivants : *Fleurs spiralées, rarement complètement cycliques, généralement régulières et hermaphrodites, à périanthe pétaloïde ; étamines nombreuses, libres. Carpelles généralement en nombre indéfini mais pouvant s'abaisser à 1, libres, rarement soudés ; fruits formés de follicules ou d'akènes, rarement de baies ; albumen abondant, oléagineux, embryon petit.*

Cet ordre a été désigné sous le nom de *Ranales* (la famille la plus importante dans nos pays étant celle des Renonculacées), ou encore sous le nom d'*Apocarpiques* ou de *Polycarpiques*, les carpelles étant libres et le fruit constitué par conséquent de plusieurs parties. Le terme de *Ranales* n'ayant pas le même sens pour tous les auteurs, et celui de *Polycarpiques* étant défectueux puisqu'il ne saurait à proprement parler y avoir plusieurs fruits pour une même fluer, c'est le terme *Apocarpiques* que nous utiliserons.

L'ordre des Ranales d'Engler comprend quatre sous-ordres groupant 18 familles, dont 7 importantes :

1. ***Nymphaeineae***
   Nymphaeaceae
2. ***Ranunculineae***
   Ranunculaceae
   Berberidaceae
   Menispermaceae
3. ***Trochodendrineae***
   Trochodendraceae
4. ***Magnoliineae***
   Magnoliaceae
   Anonaceae
   Lauraceae

Pour Hutchinson (1926), dont la classification commence à être très utilisée, l'ensemble des deux premiers sous-ordres forme deux ordres distincts : Ranales et Berbéridales. L'ensemble des deux derniers (colonne de droite du tableau précédent) forme les trois ordres des Magnoliales, Anonales et Laurales.

Par ailleurs, quelques familles placées par Engler dans l'ordre des Pariétales, et notamment les Dilléniacées, présentent avec les groupes précédents des affinités indiscutables et possèdent l'essentiel des caractères cités plus haut. Leur rattachement à l'ordre des Pariétales d'Engler plutôt qu'à celui des Apocarpiques est assez discutable, et il était difficile de les exclure d'une étude des Dialypétales primitives.

Sauf précisions contraires, les termes désignant les familles ou les ordres seront dans la suite de ce travail pris dans le sens qu'ils ont dans la classification d'Hutchinson, qui est à la fois la plus récente et celle qu'ont presque toujours suivie les auteurs qui se sont occupés des Apocarpiques au cours de ces vingt dernières années.

L'histoire de la connaissance de ces groupes peut être, d'une manière arbitraire mais commode, divisée en deux périodes, séparées par une sorte de phase de stabilité qui correspond à la publication des grands ouvrages de Baillon (1868), Engler-Prantl (1891), Th. Durand (1888), Solereder (1899). A cette époque on pouvait croire ces groupes assez bien connus et leur systématique fixée dans ses grandes lignes, avant que la découverte de types nouveaux et l'introduction des considérations de phylogénie ne vînt tout remettre en question.

PREMIÈRE PÉRIODE

Les premières Apocarpiques ont été décrites au XVIII[e] siècle ; un certain nombre de genres, en particulier ceux qui ont donné leur nom aux grandes familles (*Magnolia*, *Anona*, *Dillenia*) sont de Linne. Mais il s'en faut que l'individualité des familles et leurs affinités soient apparues tout de suite : ainsi Bernard de Jussieu rangeait *Magnolia* et *Liriodendron* dans ses *Tiliae*. C'est Adanson qui a le premier réuni, dans sa famille des Anonacées, les *Anona*, les *Magnolia*, les *Dillenia* et les *Menispermum*. Puis A. L. de Jussieu distingue deux familles : les Anonacées et les Magnoliacées ; mais il n'aperçoit pas l'unité, à vrai dire moins apparente, des Dilléniacées, qu'il coupe en deux en réunissant les Dilléniées aux Magnoliacées et les Tétracérées aux Rosacées. En 1825, Blume sépare les Schizandracées en une famille distincte des Magnoliacées ; cette séparation a été curieusement abandonnée par les auteurs suivants, même par ceux qui ont souligné avec force les différences entre les deux familles, et n'a été reprise que récemment.

En même temps que l'étude des grandes familles, s'effectue celle des premiers types aberrants : Robert Brown décrit l'*Eupomatia* qu'il range dans les Anonacées (1814), et Siebold le *Trochodendron* qu'il rapproche des Magnoliacées (1835).

En raison de leurs propriétés aromatiques et de leurs nombreux usages pharmaceutiques, les Magnoliacées, Wintéracées et Anonacées ont attiré très rapidement l'attention de tous les histologistes, qui se sont attachés surtout à étudier les cellules sécrétrices, et à tirer de l'examen des différents tissus des caractères de détermination. D'autre part la structure du bois a donné lieu à d'abondantes recherches, depuis que Lindley a découvert en 1837 l'existence dans le genre *Tasmania* d'un bois secondaire sans vaisseaux, constitué uniquement de trachéides et rappelant le bois des Gymnospermes, fait signalé également par Göppert (1842) chez *Drimys*. Douze ans plus tard, Eichler a fait la même constatation chez le *Trochodendron*. Möller, Solereder, de Bary ont approfondi la description de ce type de bois puis Kny a montré qu'il contenait aussi un parenchyme ligneux dont la présence avait échappé à tous les auteurs précédents. En 1900 Van Tieghem a montré la généralité de cette structure sans vaisseaux chez tous les genres (*Wintera*, *Bulliolum*, *Bubbia*, *Zygogynum*) qui constituent aujourd'hui avec *Drimys* la famille des Wintéracées, et dans le genre *Tetracentron* ; il proposait de réunir ces plantes dans une classe des « Homoxylées » opposée à l'ensemble des autres Angiospermes.

Les Magnoliales à bois hétérogène (Magnoliacées, Schizandracées et types voisins : *Euptelea*, etc...) ont été étudiées par Moll et Janssonius, puis par Solereder (1885) et surtout par Groppler (1894), qui a donné de plusieurs espèces une monographie très précise. Là aussi des caractères particuliers ont été rapidement mis en évidence ; les principaux se rapportent à la morphologie des vaisseaux. Ceux-ci sont relativement longs, et leurs parois latérales possèdent des ponctuations étirées transversalement et rappelant le type scalariforme. De plus, les cloisons terminales sont obliques par rapport à l'axe du vaisseau et portent une perforation scalariforme dont le nombre de « barreaux » peut être assez élevé (parfois plus de 100) ou au contraire réduit à quelques-uns. Ce type de perforation se rencontre aussi dans d'autres groupes de Dialypétales : dans les Dilléniacées (Steppuhn, Hitzemann), les Hamamélidacées, une partie des Théales et des Rosales. Toutefois, il coexiste chez les Magnolias avec le type perforé (« vaisseaux parfaits ») et ce dernier existe seul chez les Anonacées, comme d'ailleurs chez les autres Apocarpiques (Renonculacées, Berbéridacées, Lauracées). Ajoutons que c'est surtout à la suite des travaux de Jeffrey (1917) que ces caractères du bois des Magnoliales ont été reconnus comme archaïques.

Enfin Vesque. Plitt et Petit ont décrit la feuille et le pétiole de quelques types, tandis que Matsuda (1894) et Parmentier (1895) ont essayé de réaliser une étude générale de l'histologie des Magnoliales.

La paléontologie de son côté a mis en évidence l'ancienneté des Magnoliales, à la suite de la description d'une quarantaine d'espèces

de *Magnolia*, *Liriodendron* et *Illicium* du crétacé et du tertiaire de diverses régions de l'hémisphère Nord. L'idée que ces plantes sont à l'origine des Angiospermes s'est imposée par la comparaison de la fleur de *Magnolia* et des organes floraux de certaines Gymnospermes, des Benettitales en particulier. Nous verrons qu'il y a lieu de faire aujourd'hui sur ce point les plus grandes réserves, et qu'il est devenu en particulier impossible d'admettre que les Magnoliacées constituent un témoin d'une filiation réelle entre les Angiospermes et un quelconque groupe de Gymnospermes actuellement connu ; et les recherches personnelles que j'exposerai plus loin ne font que confirmer cette impossibilité.

A la fin de cette période, la classification admise pour les groupes dont nous nous occupons s'établissait de la manière suivante (*Natürliche Pflanzenfamilien*, 1re édition, 1891). La définition, les subdivisions et les affinités des Dilléniacées étaient à très peu près, celles qui sont encore admises aujourd'hui ; elles étaient placées avec les Théacées, les Cistacées, et nombre d'autres familles, dans un vaste ordre des Pariétales. Les Anonacées et les Magnoliacées étaient rangées dans les Ranales ; si la première de ces deux familles a peu varié depuis, les Magnoliacées par contre étaient prises alors dans un sens beaucoup plus large qu'aujourd'hui et correspondaient à ce qui est l'ordre des Magnoliales d'Hutchinson ; la subdivision en trois tribus (qui sont devenues maintenant des familles distinctes) est due à Bentham et Hooker (1862) :

Magnoliées : *Magnolia, Manglietia, Talauma, Michelia, Liriodendron.*
Schizandrées : *Schizandra, Kadsura.*
Illiciées (= Winteracées) : *Illicium, Drymis, Zygogynum* (et dans deux petites familles voisines, les genres *Lactoris*, *Trochodendron*, *Euptelea* et *Cercidiphyllum*).

DEUXIÈME PÉRIODE

Nous examinerons les répercussions des travaux récents successivement sur l'importance numérique, la connaissance anatomique et enfin la classification des groupes envisagés dans ce travail.

A. — *Progression de la découverte*

Vers 1890, au moment où paraissaient l'*Index Generum Phanerogamorum* de Th. Durand et les *Natürliche Pflanzenfamilien* d'Engler et Prantl, l'effectif des groupes étudiés ici était d'environ 800 espèces, dont 80 Magnoliacées, 500 Anonacées et 230 Dilléniacées. Il est sensiblement plus fort aujourd'hui et dépasse certainement 1.500 espèces.

Dans ce dernier chiffre, les Anonacées interviennent pour 1.000 et les Dilléniacées (*Natürl. Pflanz.*, 2e édition, 1925) pour 280.

L'augmentation a affecté surtout les Magnoliacées et notamment la tribu des Magnoliées (qui constitue maintenant seule, on l'a vu, la famille des Magnoliacées). Le nombre des Magnoliées connues a presque triplé en quelques décades, à mesure que progressait l'exploration botanique de l'Extrême-Orient, où ce groupe possède sa plus grande extension. L'herbier général du Muséum contient de nombreux Magnolias nouveaux reçus depuis 1920, notamment d'Indochine. Cet accroissement numérique des Magnoliacées est résumé par le tableau ci-après. (Certains chiffres ne sont qu'approximatifs, surtout à cause des nombreux synonymes).

Nomenclature de Bentham et Hooker ou d'Engler-Prantl	Th. Durand Index Phanerog. 1888	Engler-Prantl 1re édit. 1890	Auteurs récents Dandy, Mac Laughlin, Bailley et Nast	Etat actuel de l'herbier du Muséum
Magnoliacées, s. l.	80	80	340	200
— Magnoliées	49	47	162	140
(= Magnoliacées *s. str*)				
Magnolia	15	16	70	50
Manglieta	5	5	10	13
Michelia	12	13	30	40
Talauma (inclus Aromadendron, Elmerillia)	16	12	50	36
Liriodendron	1	1	2	1
— Schizandrées	13	14	47	30
Schizandra	6	7	25	15
Kadsura	7	7	22	15
— Wintérées	18	18	130	30
Illicium		7	42	12
Drimys et genres voisins		11	88	18

En même temps, des genres nouveaux ont été découverts et décrits : *Tetracentron* (Oliver, 1892), voisin de *Trochodendron* par son bois homoxylé ; *Himantandra*, d'abord rangé par F. Mueller dans le genre *Eupomatia*, puis décrit et interprété comme un genre distinct par Diels (1917) ; *Degeneria*, plante océanienne comme les deux précédentes, décrite en 1942 (Bailey et Smith) et voisine d'*Himantandra* ; *Pachylarnax*, Magnoliacée à petit nombre de carpelles groupés en une sorte de capsule (Dandy, 1927). La famille des Magnoliacées s'entoure ainsi progressivement d'un halo de types aberrants

dont chacun suscite un vif intérêt, et l'ensemble apparaît comme le reliquat d'un groupe qui a dû être beaucoup plus vaste et plus diversifié.

B. — *Progrès anatomiques*

L'étude du bois a été reprise par Mac Laughlin et par Lemesle. Le premier a examiné (1933) plus de 50 espèces de Magnoliales et s'est attaché à définir quantitativement les caractères du bois de chacun des genres et à montrer la généralité des caractères archaïques qu'avaient découverts Solereder et Groppler, notamment le type scalariforme des vaisseaux, que Lemesle a lui aussi décrit dans une vingtaine d'autres espèces de Magnoliacées (1933 et 1947). De plus ce dernier auteur a trouvé un autre caractère présumé archaïque qui se rapporte à la paroi des fibres du bois. On sait que, dans les ponctuations aérolées que portent les parois des trachéides de Gymnospermes, l'ouverture de la ponctuation est circulaire et que son diamètre est inférieur à celui de l'aréole ; par contre dans le bois de certaines Angiospermes, et des Magnoliacées en particulier, il existe des fibres portant également des ponctuations aréolées, mais dans lesquelles l'ouverture est une boutonnière elliptique dont les extrémités dépassent largement le pourtour de l'aréole, et où de plus le grand axe de l'ellipse est croisé à angle droit d'une face à l'autre d'une même ponctuation : à ces fibres Jeffrey a donné le nom de fibres trachéides. Lemesle a constaté la présence, d'abord chez *Kadsura*, puis chez *Schizandra*, *Illicium* et plus récemment (1947) chez *Sargentadoxa* (Berbéridales), *Euptelea* et *Cercidiphyllum* de fibres où les ouvertures des ponctuations sont elliptiques et croisées, mais ne dépassent pas les bords de l'aréole : ce sont des trachéides, analogues à celles que Lignier avait décrites dans une Bennettitale, le *Cycadeoidea micromyela*. Ces « trachéides de type cycadéen » existent aussi, d'après Lemesle, dans les Magnoliacées vraies, où elles coexistent avec des fibres trachéides.

Lemesle a observé également dans les genres Calycanthus et Chimonanthus, ainsi que chez Sargentadoxa, des fibres trachéides à extrémités perforées. Il me semble que la structure d'une telle fibre peut être rapprochée de celle d'un vaisseau de chêne par exemple, dans lequel les parois latérales portent fréquemment des ponctuations du même type que celles des parois des fibres trachéides de Lemesle.

Des recherches anatomiques très précises ont été faites au cours de ces dernières années par Bailey, Smith et Nast sur les Magnoliacées homoxylées (Winteracées et Trochodendracées), et sur les genres *Himantandra*, *Degeneria* et *Euptelea* (1) : d'après eux, ces

(1) Et, postérieurement à la rédaction du présent mémoire (1948), sur les genres *Illicium*, *Schizandra* et *Kadsura* (voir appendice).

plantes possèdent une combinaison de caractères primitifs et évolués si complexe qu'il faut envisager pour leurs affinités et leur phylogénie « des relations réticulées plutôt que linéaires » ; ils pensent malgré tout que les caractères primitifs hérités du « stock ancestral » sont plus importants dans ces types que dans les Magnoliacées *sensu stricto*, lesquelles seraient relativement spécialisées (*exhibit a relatively high degree of morphological specialization*) dans toutes leurs parties. Nous verrons plus loin que les résultats des recherches que j'ai effectuées mènent à une conclusion analogue, en particulier à l'impossibilité de considérer les Magnoliacées comme un terme d'une série linéaire qui serait le tronc principal de l'arbre généalogique des Angiospermes ; mais nous verrons également que ces Magnoliacées comportent elles aussi une mosaïque de caractères relativement évolués et de caractères très primitifs, et que tout compte fait, il est douteux qu'elles soient sensiblement plus évoluées que les Wintéracées, sauf en ce qui concerne le bois, et encore dans la mesure où la structure homoxylée ne résulte pas, comme on l'a quelquefois soutenu, d'une régression. Mais les genres *Himantandra* et *Degeneria* sont, eux, incontestablement très primitifs par leur anatomie florale. Dans ce dernier, étamines et carpelles sont trinerviés (comme les étamines des Magnolias) et le carpelle, dont les bords sont simplement accolés et non soudés, porte à sa face supérieure (et non sur ses bords, comme les carpelles typiques d'Angiospermes) deux séries d'ovules dont chacune est située à mi-distance entre la nervure médiane et une nervure latérale. L'étamine d'*Himantandra* possède de même des sacs polliniques insérés entre les nervures et non sur les bords de l'étamine. En somme, c'est dans tous les groupes de Magnoliales que les sporophylles présentent, par rapport au schéma classique, des divergences notables ; et en particulier la double vascularisation des ovules, que j'avais décrite chez *Magnolia* (1942), paraît assez générale dans l'ordre.

D'ailleurs, mis à part les types étudiés par Bailey et ses collaborateurs, l'anatomie des Apocarpiques est encore très incomplètement connue. Sur la disposition topographique de l'appareil libéro-ligneux, à laquelle j'ai fait dans mes recherches une grande part, les observations antérieures étaient assez sporadiques. Ainsi l'appareil végétatif a donné lieu à un important travail déjà ancien (1906) de Worsdell, qui porte sur une vingtaine d'espèces ; mais l'auteur s'est surtout attaché à l'illustration d'une hypothèse (la dérivation des Magnoliales à partir de formes herbacées à structure de Monocotylédones), et les descriptions se rapportant aux Magnoliacées sont en partie inexactes. Le pétiole et la feuille des Anonacées d'Indochine ont fait récemment (1943) l'objet d'une monographie étendue de Mme Jovet.

Quelques plantules (*Magnolia* et *Anona*) ont été décrites par Thomas (1914). L'étude des points végétatifs paraît n'avoir pas été abordée.

Sur l'anatomie interne de la fleur, la bibliographie est extrêmement réduite : quelques allusions à la disposition des faisceaux en plusieurs cercles dans le réceptacle des Magnolias et une description, très précise d'ailleurs, de la fleur d'*Asimina triloba* (Anonacées) par Smith (1928) ; au total c'est très peu, en regard de l'abondante documentation qui se rapporte à la fleur des Renonculacées par exemple.

C. — *Vicissitudes systématiques*

L'hétérogénéité profonde de l'ancien ordre des Ranales ne paraît plus faire aujourd'hui de doute. Déjà, Diels en 1917 avait proposé de créer un ordre distinct des Ranales et groupant Anonacées, Magnoliacées, Schizandracées, Winteracées et Himantandracées. Hutchinson (1926) va plus loin ; on sait que pour cet auteur les Dicotylédones sont diphylétiques, et qu'il existe un groupe à port herbacé prédominant et un autre groupe où prédomine le port arborescent ; les Ranales d'Engler sont alors dissociées en deux ensembles, comme il a été dit plus haut : d'un côté, les Ranales *sensu stricto* et les Berbéridales, formant la souche des Dicotylédones herbacées et peut-être des Monocotylédones ; de l'autre, les Magnoliales, Anonales et Laurales.

L'ordre des Magnoliales, tel qu'il a été établi par Hutchinson, comporte sept familles et seize genres (voir tableau ci-après). Il a été remanié ultérieurement par d'autres auteurs. D'après la structure du bois, Mac Laughlin propose de placer *Lactoris* dans les Pipérales, *Himantandra* dans les Anonales. *Cercidiphyllum*, *Eupteleu* et *Illicium* dans les Hamamelidales ; mais Bailey maintient les quatres derniers dans les Magnoliales, et reprend en outre pour les Wintéracées les modifications déjà proposées par Van Tieghem, c'est-à-dire la création d'une famille distincte pour *Illicium*, et la séparation en genres distincts d'un certain nombre de sections du genre *Drimys* (*Belliolum*, *Bubbia*, *Pseudowintera*, *Exospermum*). Pour Bailey comme pour Lemesle, *Eupteleu* représente aussi une famille distincte, voisine des Illiciacées, et peut-être des Schizandracées. Kumazawa a découvert la perforation scalariforme chez *Paeonia*, et ce caractère, rapproché de la présence de formations secondaires, le conduit à séparer ce genre des Renonculacées et à le placer au voisinage des Magnoliacées ; c'est en cherchant, sur les conseils de M. le Professeur Plantefol, à vérifier ce dernier point par l'étude du carpelle, que j'ai été amené à m'occuper de l'anatomie des Apocarpiques. La systématique à l'intérieur de la famille des Magnoliacées a également été modifiée par les travaux de Dandy (1927), qui a introduit quatre

genres nouveaux, en particulier *Kmeria*, seule Magnoliacée dioïque connue, auparavant placée dans le genre *Talauma*.

Le tableau ci-dessous résume, dans sa colonne de droite, la classification des Magnoliales telle qu'on peut l'envisager actuellement

CLASSIFICATION DES MAGNOLIALES

D'après Hutchinson, 1926	*Compte tenu des travaux des auteurs plus récents*	
I. — ***Magnoliaceae*** *Magnolia* *Manglietia* *Talauma* *Aromadendron* *Michelia* *Liriodendron*	I. — ***Magnoliaceae*** *MAGNOLIA* *TALAUMA* *AROMADENDRON* *ELMERILLIA* *PACHYLARNAX* *KMERIA* *MANGLIETIA* *ALCIMANDRA* *MICHELIA* *LIRIODENDRON*	*Hétéroxylées*
II. — ***Schizandraceae*** *Schizandra* *Kadsura*	II. — ***Schizandraceae*** *SCHIZANDRA* *KADSURA*	*Hétéroxylées*
III. — ***Winteraceae*** *Illicium* *Drimys* *Zygogynum*	III. — ***Illiciaceae*** *ILLICIUM*	*Hétéroxylées*
IV. — ***Lactoridaceae*** *Lactoris*	IV. — ***Eupteleaceae*** *Euptelea*	*Hétéroxylées*
V. — ***Himantandraceae*** *Himantandra*	V. — ***Degeneriaceae*** *Degeneria*	*Hétéroxylées*
VI. — ***Cercidiphyllaceae*** *Cercidiphyllum*	VI. — ***Himantandraceae*** *Himantandra*	*Hétéroxylées*
VII. — ***Trochodendraceae*** *Trochodendron* *Euptelea*	VII. — ***Cercidiphyllaceae*** *Cercidiphyllum*	*Hétéroxylées*
	VIII. — ***Paeoniaceae*** *PAEONIA*	
	IX. — ***Winteraceae*** *Drimys* *Belliolum* *Bubbia* *Pseudowintera* *Exospermum* *Zygogynum*	*Homoxylées*
	X. — ***Trochodendraceae*** *Trochodendron* *Tetracentron*	*Homoxylées*

à la suite de ces travaux récents : il comprend 10 familles et 26 genres. Le système d'Hutchinson paraît, comme d'ailleurs celui d'Engler et Prantl, avoir été fondé sur des caractères de morphologie externe ; or, nous avons vu la place de plus en plus grande que tient l'anatomie dans la systématique récente. Les genres sur lesquels ont porté mes recherches sont indiqués dans le tableau par des caractères majuscules ; ils représentent la plupart des genres de Magnoliales hétéroxylées (et il en est de même pour les Dilléniales) ; nous aurons donc, à la fin de ce travail, à envisager les modifications que peuvent apporter au système exposé ici ces observations nouvelles.

Nous aurons à examiner aussi l'apport de l'anatomie interne dans la phylogénie de ces groupes et dans la question connexe, plus délicate encore, de l'origine des Angiospermes. Cette dernière paraît, elle aussi, avoir été envisagée surtout à la lumière de la morphologie externe. L'attention s'est portée principalement sur la fleur de *Magnolia* et sur son origine possible à partir d'un type analogue aux organes floraux des Benettitales. Cette « théorie cycadéoïdéenne » est actuellement battue en brèche, en raison surtout des difficultés que soulève l'interprétation des inflorescences de Benettitales (voir Emberger, 1944.) Le problème de l'origine des Angiospermes est autrement plus complexe, et les Magnoliacées ne sont certainement pas seules en cause. Ce n'est qu'en débrouillant l'écheveau que constitue le « complexe ranalien » que l'on a quelque chance de pouvoir dégager, un à un, les caractères primitifs des Proangiospermes et de reconstituer ainsi un type synthétique, certainement absent de la nature actuelle.

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

I. — *Matériel étudié*

Mes recherches ont porté sur une centaine d'espèces, comprenant 36 Magnoliacées, 5 Schizandracées, 21 Anonacées, 23 Dilléniacées, quelques autres Apocarpiques, et une vingtaine de plantes appartenant à des familles diverses et intervenant à titre de comparaison. Au total, pour l'ensemble Magnoliales-Anonales-Dilléniales, j'ai étudié 91 espèces appartenant à 35 genres et à toutes les tribus.

Ce matériel a des origines diverses. Une grande partie a été récoltée dans la collection De Vilmorin à Verrières-le-Buisson et au service de culture du Muséum ; je le dois à l'obligeance de MM. Dupouy et Rose, que j'ai si souvent mis à contribution. Le reste du matériel frais provient de diverses collections situées dans la région parisienne, en province ou à l'étranger ; j'adresse mes remerciements à tous ceux qui m'ont aidé à le réunir : à M. le professeur Douin (Faculté des Sciences de Lyon) ; M. le professeur A. Fernandes (Université de Coïmbra, Portugal) ; à M. Marnier-Lapostolle (Cap-Ferrat, Alpes-Maritimes) ; à M. l'ingénieur principal Vautrin (Serres de la ville de Paris) ; aux services du Jardin de Trianon (M. Rozet), des arboretums de Barres et de la Maulèverie (Angers), du Royal-Botanic Garden de Kew et de l'Ecole de Botanique de Sydney.

J'ai eu aussi à utiliser bon nombre d'échantillons d'herbier. Je remercie M. le professeur Gaussen, qui a mis à ma disposition les collections de la Faculté de Toulouse ; M. le professeur Humbert, qui m'a donné accès à l'herbier général du Muséum, et M. Willmann qui m'a facilité la consultation de cet herbier ; Mme Moyse, qui m'a communiqué quelques échantillons de la Faculté de Pharmacie de Paris.

J'ai étudié l'appareil végétatif de toutes les espèces ci-après ; celles dont j'ai, en outre, étudié l'anatomie florale sont marquées d'un astérisque. Les noms d'auteur et les synonymes sont indiqués plus loin, à propos de la description de chaque espèce, toutes les fois qu'il pourrait y avoir équivoque.

Magnoliacées (1) **:**

Magniolia grandiflora *.
— glauca *.
— acuminata *.
— tripetala *.
— auriculata *.
— macrophylla *.
— conspicua *.
— purpurea *.
— Soulangeana *.
— Lennei *.
— salicifolia *.
— Kobus.
— stellata.
— Wilsonii *.
— pterocarpa.
Kmeria Duperreana *.
Talauma Plumieri.
— megalophylla.
— mexicana.
— mutabilis.
— ovata.
— Villariana *.
Ellmerillia papuana.
Aromadendron elegans.
Manglietia conifera.
— Duclouxii.
— phutuensis.
— Fordiana *.
Michelia fuscata *.
— punduana.
— nilagirica.
— Champaca.
— yunnanensis *.
Alcimandra Cathcartii *.
Pachylarnax praecalva *.
Liriodendron tulipifera *.

Schizandracées :

Schizandra Henryi *.
— sphenanthera *.
— chinensis.
Schizandra grandiflora *.
Kadsura chinensis.

Illiciacées :

Illicium religiosum *.
— anisatum.

Paeoniacées :

Paeonia Moutan.
— albiflora.
— tenuifolia.

Eupomatiacées :

Eupomatia laurina.

Anonacées (2) :

Miliusées :

Miliusa Roxburghiana.
— elongata.
Oxandra Asbeckii.

Uvariées :

Uvaria uncata.
— micrantha.
— leptocladon.
Asimina triloba.

Unonées :

Unona Hahnii.
Polyalthia suberosa.
Poyalthia evecta.
Anaxagorea luzonensis.
— acuminata,

Melodorées :

Oxymitra latifolia.

Mitrephorées :

Popowia pisocarpa.

Xylopiées :

Anona reticulata.
— muricata.

(1) Outre ces espèces de Magnoliacées qui ont donné lieu à une étude détaillée, j'en ai examiné une trentaine d'autres, soit pour la structure de l'étamine, soit pour la morphologie du pistil.
(2) Nomenclature des tribus d'après Engler-Prantl, 1890.

Anona cherimolia *.
— senegalensis.
Xylopia aethiopica *.
— aromatica *.

Monodorées :

Monodora myristica.

Dilléniacées :

Dilléniées :

Schumacheria angustifolia.
— alnifolia.
Wormia luzonensis.
— oblonga.
Dillenia indica *.
— pilosa.
— Hookeri.
— retusa.
Dillenia aurea.
— monantha *.

Hibbertiées :

Hibbertia cuneiformis.
— latifolia.
— virgata.
— saligna.
— salicifolia.
— scandens *.
— stricta *.
— linearis.

Tétracérées :

Tetracera silvestris.
— sarmentosa.
Davilla elliptica.
— alata.
Curatella americana.

En outre, ont été examinées, pour des raisons diverses, les espèces suivantes :

Actinidiacées :

Actinidia arguta.
— callosa.
— melanandra.
Sauraja punduana.

Bixacées :

Bixa Orellana.

Monimiacées :

Tambourissa purpurea.
Peumus Boldus.

Pittosporacées :

Pittosporum Tobira.
— phillyreaefolium.
— undulatum.

Hamamélidacées :

Hamamelis virginiana.
— mollis.
— japonica.
— sinensis.
Corylopsis spicata.
Parrotia sp.

Moracées :

Ficus elastica.
— carica.
— quercifolia.
— buxifolia.
— aspera.
— glabella.

II. — *Techniques*

Les techniques habituelles de l'anatomie végétale ont dû être quelque peu modifiées, en raison tant du grand nombre de préparations nécessaires que des difficultés particulières présentées par le matériel étudié.

La connaissance de l'anatomie topographique d'une pièce végétale implique l'examen de celle-ci à tous les niveaux. Des coupes espacées ne peuvent fournir qu'un résultat incertain, variant d'une approximation suffisante jusqu'à la plus complète inexactitude. L'habitude de déduire une représentation spatiale de l'examen de coupes espacées est responsable de beaucoup de schématisations inexactes qui encombrent encore l'anatomie. La complexité des connections vasculaires dans le matériel examiné ici a rendu indispensable, dans la presque totalité des cas, l'usage des coupes sériées consécutives, méthode sûre, mais fort laborieuse.

Pour éviter une trop grande perte de temps, j'ai fait appel aux réactifs éclaircissants. Mais le grand développement du tissu sclérifié dans les Magnoliacées en limite fortement l'emploi et je me suis attaché à alléger les procédés de confection des coupes sériées.

1° Réactifs éclaircissants

Il s'agit d'imprégner les pièces d'un liquide d'indice aussi voisin que possible de l'indice moyen des tissus, qui deviennent de ce fait transparents et laissent apercevoir dans leur épaisseur, avec plus ou moins de netteté, les faisceaux sous l'aspect de lignes sombres. L'examen à la loupe binoculaire permet alors de dessiner directement la disposition de ces faisceaux.

Le tissu vasculaire était rarement net dans les pièces éclaircies au toluène. Par contre le chlorallactophénol (Langeron, *Précis de microscopie*) a donné d'excellents résultats, par simple immersion des objets, sans préparation préalable (phot. 5, pl. III). L'éclaircissement est obtenu en quelques heures, souvent moins, parfois beaucoup plus, à la température de l'étuve à inclusion.

L'action des solutions alcalines a donné également de bons résultats aussi bien sur le matériel frais ou conservé dans l'alcool et le formol que sur les échantillons d'herbier (fig. 13, 72). La potasse à 10 %, à la température de 50°, éclaircit les échantillons en un temps allant de quelques heures à deux ou trois jours ; les faisceaux sont toujours nets et généralement plus visibles après lavage à l'eau et immersion dans l'alcool. Mais les pièces deviennent d'ordinaire très friables.

J'ai essayé, avec des fortunes diverses, d'employer d'autres éclaircissants (acide lactique, salicylate de méthyle) ou de procéder à des colorations dans la masse ; mais les résultats sont très inférieurs à ceux que l'on obtient avec le chlorallactophénol ou la potasse.

2° Coupes sériées

Les objets de nature délicate (points végétatifs, jeunes fleurs) ont été fixés au Bouin ou au Brazil pendant un à trois jours puis conservés dans l'alcool à 60° jusqu'à l'inclusion. Le reste du matériel a été placé directement dans le liquide de conservation (alcool à 60° ou formol à 5 %). Le matériel d'herbier a été préalablement ramolli par divers procédés : eau froide, eau bouillante, mélange eau-alcool-glycérine ou chlorallactophénol. Tous ces réactifs ont une action modérée, mais lente, exigeant souvent plusieurs jours. L'action de la potasse à 5 %, à froid ou à 50°, amène le matériel à la consistance voulue en un temps qui varie de quelques minutes à trois heures ; mais l'opération demande à être surveillée attentivement.

Les inclusions ont été faites dans la paraffine à 55°, soit par la méthode courante au toluène, soit par l'intermédiaire de l'alcool butylique (méthode de Larbaud), qui est à la fois un déshydratant et un solvant de la paraffine : les résultats sont comparables. Les coupes avaient une épaisseur de 10, 15 ou 20 μ. Une partie d'entre elles ont été traitées à l'hématoxyline ; les autres ont été simplement colorées par un mélange de vert de méthyle et de rouge de ruthénium. Membranes et noyaux, colorés en rose foncé, étaient toujours bien visibles ; la coloration des membranes lignifiées est plus difficile et malgré une forte concentration du colorant en vert de méthyle il est nécessaire de passer ensuite très rapidement les préparations dans l'alcool lors de la déshydratation qui précède le montage au baume.

Les coupes à main levée ont été employées toutes les fois que cela était possible. Lorsqu'il ne s'agit que de déterminer des trajets de faisceaux, des coupes épaisses mais suffisamment éclaircies sont parfaitement lisibles, et, lorsqu'il faut, pour reconstituer l'anatomie d'un organe présentant une certaine épaisseur, le débiter entièrement en coupes, il est avantageux d'augmenter l'épaisseur des préparations, sous réserve qu'elles soient entières et régulières, jusqu'à la limite de visibilité ; on peut alors, en déplaçant la mise au point du microscope, suivre individuellement chaque faisceau. Là encore, le principal obstacle est la sclérification très abondante dans le matériel ; j'ai pu cependant étudier des coupes atteignant une épaisseur de 1/5 à 1/2 millimètre (phot. 8, pl. IV).

Les coupes étaient ensuite traitées de la manière suivante : dans des boîtes de Pétri je disposais les réactifs suivant un film étroit faisant le tour de chaque boîte et où les coupes sont placées en ordre : prisonnières des forces capillaires, elles ne peuvent se déplacer les unes par rapport aux autres. La principale difficulté est d'éviter le

retournement face pour face, dû précisément aux tensions capillaires, lorsqu'on transporte les préparations d'une boîte de Pétri à l'autre.

L'éclaircissement des coupes était obtenu par un passage assez long (généralement quelques heures) dans l'hypochlorite et par un séjour également long (15 minutes environ) dans le solvant du baume.

Après l'hypochlorite, un bref passage à l'eau acétique était suivi, immédiatement et sans aucun lavage, par le bain colorant. Ce dernier était le plus souvent le carmino-vert, qui donne les préparations les plus contrastées et les plus nettement colorées. J'ai employé aussi le mélange chrysoidine-rouge Congo, parfois la fuschine. L'alcool absolu suivait immédiatement, effectuant à la fois le lavage et la déshydratation.

La méthode habituelle pour le montage au baume, qui consiste à passer dans plusieurs alcools de déshydratation puis dans le toluène, devient laborieuse lorsqu'elle doit être appliquée à de très longues séries. J'ai cherché à la simplifier en trouvant un milieu qui soit à la fois miscible à l'eau et au baume. L'alcool butylique pouvant remplacer le toluène comme solvant de la paraffine, j'ai pensé qu'il devait en être de même avec le baume. Effectivement, j'ai traité directement après le colorant, par un seul bain d'alcool éthylique et un seul d'alcool butylique, plus de 12.000 coupes à main levée et des centaines de préparations faites au microtome, et après trois ans la conservation est parfaite. De plus, lorsqu'on passe dans l'alcool butylique, les coupes demeurent dans ce réactif au point où on les a placées, alors que dans la méthode courante lorsque l'on passe de l'alcool éthylique au toluène, elles se livrent à la surface de ce dernier à un carrousel irrégulier qui a pour effet de perturber leur ordre ou de ralentir les opérations, en obligeant à attendre plusieurs secondes que chaque coupe soit tombée au fond.

Ainsi cinq bains seulement (hypochlorite, eau acétique, colorant, alcool éthylique, alcool butylique) peuvent suffir à éclaircir, colorer et monter les coupes, alors qu'il en faut d'ordinaire une dizaine.

Ceci, joint à la possibilité d'étudier des préparations épaisses et par conséquent beaucoup moins nombreuses, a abrégé considérablement la manutention entraînée par l'exécution de plusieurs centaines de séries de coupes.

Signalons toutefois que l'alcool butylique présente un léger inconvénient du fait de ses propriétés irritantes sur les muqueuses respiratoires, et qu'il est préférable de travailler à proximité de la hotte ou d'aérer la pièce. J'ai constaté également que l'alcool butylique peut être remplacé par l'alcool amylique ou par l'alcool propylique.

Enfin, j'ai utilisé assez souvent des préparations extemporanées,

notamment lorsqu'il s'agissait de matériel d'herbier friable. Tantôt les tissus ont tendance à se détacher au niveau du cambium, tantôt au niveau du liber lorsque la zone subérogène est profonde, comme c'est le cas pour les Dilléniacées. Il faut alors éviter le passage dans une série de réactifs qui fragmentent les coupes (surtout le passage dans l'hypochlorite) et j'ai monté ces dernières directement entre lame et lamelle, soit dans la phloroglucine chlorhydrique où les faisceaux prennent une teinte rouge très visible, soit dans le chlorallactophénol. J'ai observé que, placées sans aucun traitement préalable dans un mélange à parties égales de ce dernier produit et de baume sirupeux, les coupes gonflent, s'éclaircissent et se conservent quelques jours.

CHAPITRE III

MAGNOLIACÉES

Dans ses limites actuelles, c'est-à-dire réduite à l'ancienne tribu des Magnoliées, cette famille constitue un ensemble extrêmement homogène de 150 espèces environ, si homogène que les anciens auteurs, Baillon par exemple, n'y reconnaissaient que deux genres, *Magnolia* et *Liriodendron*. Tous les autres types sont en effet très voisins de *Magnolia* ; ils sont d'ailleurs peu connus en Europe où seul le *Liriodendron tulipifera* et une dizaine d'espèces de Magnolias sont assez répandus comme arbres de parcs ou de collections.

A. — *Morphologie*

Toutes les Magnoliacées sont des arbres (rarement des arbustes) à feuilles caduques ou persistantes (dans nos pays la seule espèce sempervirente est le *Magnolia grandiflora*).

Les feuilles sont munies d'une paire de stipules qui dans le bourgeon sont soudées ensemble, constituant une sorte de capuchon qui renferme les feuilles plus jeunes ; de sorte qu'à l'extrémité de chaque rameau, les stipules de la dernière feuille développée coiffent le bourgeon terminal d'un étui qui se fend ensuite en long et tombe, laissant au niveau de l'insertion du pétiole une cicatrice annulaire qui entoure le rameau. Souvent le capuchon stipulaire est également adhérent au pétiole sur une certaine longueur et laisse après sa chute une cicatrice ogivale visible sur ce dernier.

L'élongation du rameau, d'une feuille à la suivante, est variable ; plus forte au début de la saison, elle diminue ensuite et les feuilles sont alors tassées sur une partie épaissie en une sorte de bourse que termine la fleur (fig. 1).

Quelques espèces fleurissent tôt, en mars ou avril, avant la feuillaison, notamment *Magnolia conspicua* (= *M. Yulan*) très fréquemment cultivé ; les autres, en particulier les magnolias américains, fleurissent seulement en juin ou juillet.

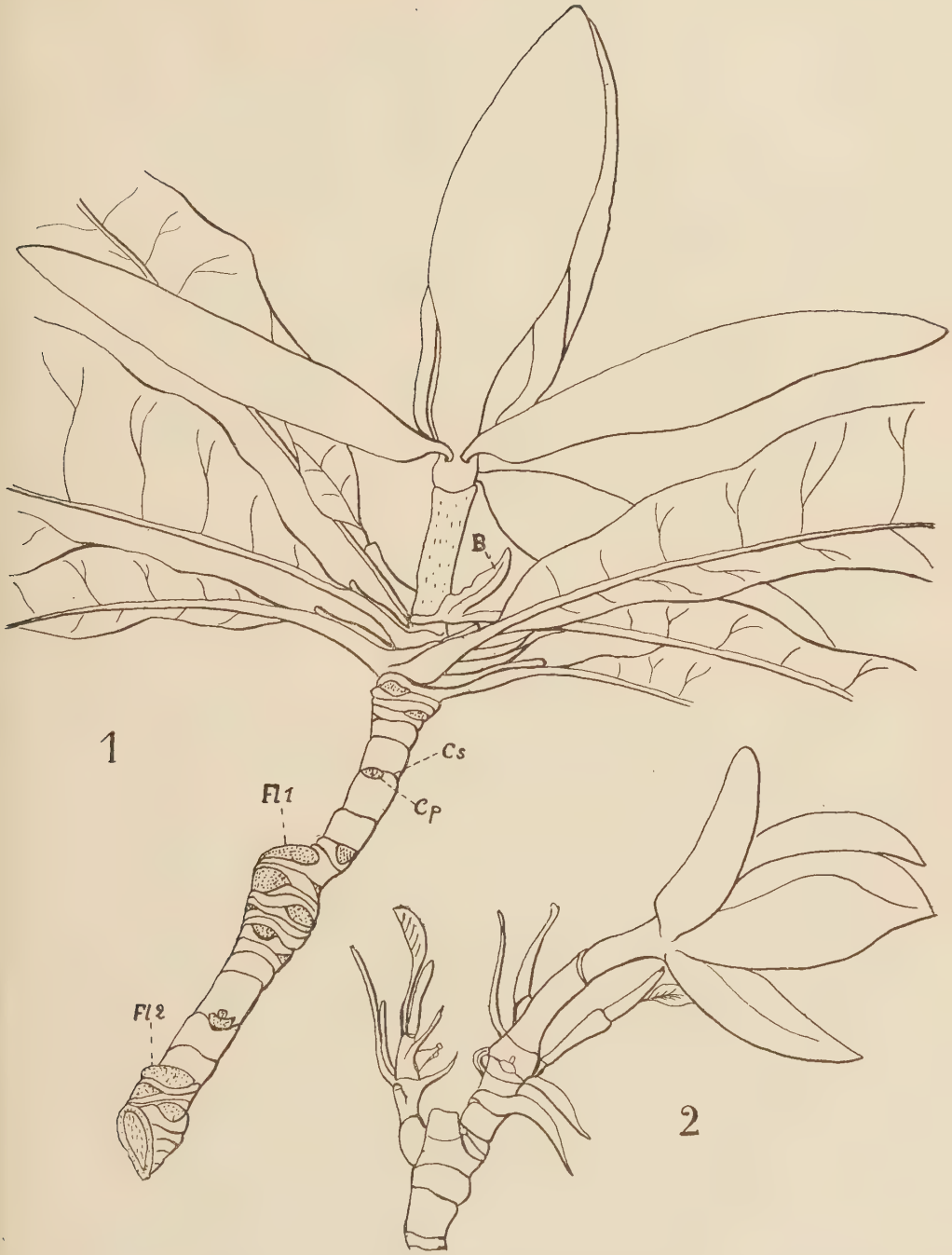


Fig. 1. — *Magnolia tripetala* (= *M. Umbrella*) (× 2/3).

Fl_1, Fl_2, cicatrices laissées par la chute des fleurs des deux années précédentes. Chaque année, un bourgeon latéral *B* repart à l'aisselle de la fleur qui vient de tomber, d'où croissance sympodiale. *Cp* et *Cs*, cicatrices laissées par la chute des pétioles et des stipules.

Fig. 2. — *Magnolia auriculata* (× 2/3). Mêmes légendes ; ici les bourgeons latéraux B_1 et B_2 des deux dernières feuilles se développent, mais d'une manière inégale.

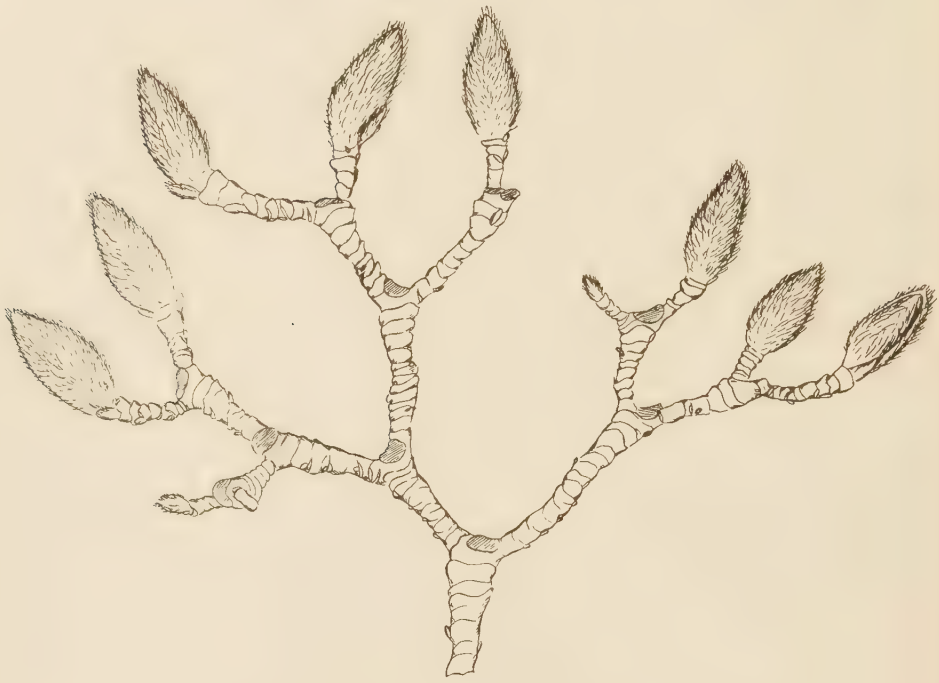


Fig. 3. — *Magnolia conspicua* (× 1/2). Rameau à croissance subdichotomique, avec boutons floraux.

La fleur est typiquement terminale (axillaire seulement dans *Michelia* et *Elmerillia*), portée sur un pédoncule plus ou moins long et entourée dans le bouton d'un étui qu'Eichler a nommé *spathe* et qui est l'homologue d'une paire de stipules (il porte souvent d'ailleurs un limbe rudimentaire) (fig. 4). Après la fructification, le pédoncule se rompt à la base, et il ne reste au sommet de la bourse qu'une cicatrice ronde (1). Au printemps suivant, le bourgeon axillaire de la feuille située immédiatement au-dessus se développe en une pousse que terminera une nouvelle fleur : le rameau présente ainsi une croissance sympodiale. D'autres fois, les bourgeons des deux dernières feuilles se développent d'une manière presque égale et ce processus, répété au cours des années successives, produit des branches pseudo-dichotomes, parfois presque planes comme celle que représente la figure 3, mais le plus souvent coudées dans l'espace : c'est le cas de *Magnolia conspicua* et des formes voisines (*M. purpurea*, *M. Soulangeana*, *M. Lennei*). Le plus souvent enfin, la ramification présente

(1) Chez *Liriodendron*, toutefois, le pédoncule persiste et les pièces florales, y compris les carpelles mûrs, tombent individuellement.

un caractère intermédiaire (*M. auriculata* (fig. 2) — *M. salicifolia, M. grandiflora, Liriodendron tulipifera*).

La morphologie des bourgeons et des boutons floraux est variable. Chez *Liriodendron* ils sont entourés pendant l'hiver d'une paire de stipules brunes, indurées et dépourvues de limbe ; à ce stade bour-

Fig. 4. — *Magnolia tripetala* (× 0,8). Bouton floral, enfermé dans la spathe pourvue sur cet échantillon d'un limbe rudimentaire.

geons et boutons sont indiscernables extérieurement. Ce n'est qu'en mars, lorsque les stipules qui formaient les écailles s'entr'ouvrent, que l'on peut reconnaître les boutons à leur forme un peu globuleuse (fig. 5 à 8). L'ébauche florale mesure alors 2 à 4 mm de long et se trouve entourée de 2 à 5 jeunes feuilles emboîtées (fig. 8). Dans le bourgeon végétatif, 6 à 8 feuilles environ sont ébauchées ; souvent la plus externe, celle qui se trouve immédiatement sous les écailles du bourgeon, présente elle aussi des stipules épaisses, un peu brunies, et un limbe avorté. La préfoliaison est condupliquée comme chez toutes les Magnoliacées, c'est-à-dire que le limbe est plié longitudinalement et qu'il est couché sur le côté, entre deux paires successives de stipules.

Chez les espèces qui fleurissent très précocement, les ébauches florales sont déjà bien formées en juillet de l'année précédente et les boutons parfaitement reconnaissables dès l'automne ; ainsi, chez *Magnolia conspicua*, sous une enveloppe coriace à pubescence grise qui entoure les boutons, on trouve deux ou trois feuilles à limbe réduit puis une ébauche florale entourée de sa spathe et mesurant

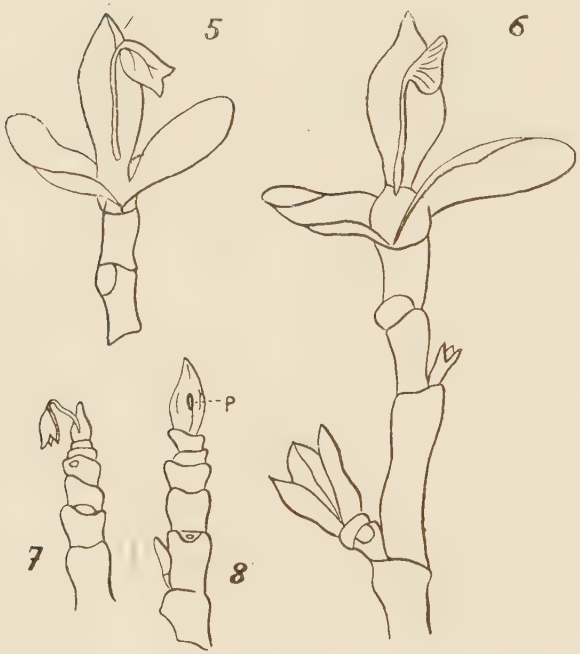


Fig. 5 à 8. — *Liriodendron tulipifera*. 5, bourgeon ; 6, bouton floral (en mars) ; 7 et 8, les mêmes dépouillés de leurs trois feuilles les plus externes ; *P*, pétiole rudimentaire de la spathe.

(en juillet) quelques mm. ; le périanthe est déjà bien développé, mais les étamines sont à peine formées et les premiers carpelles apparaissent seulement. Il en est de même pour un certain nombre d'espèces à floraison pourtant plus tardive (*M. salicifolia*, *M. Kobus*, *M. grandiflora*). Dans cette dernière espèce on peut même dès l'été

Fig. 9 et 10. *Magnolia grandiflora* (× 3/4). 9, bourgeon quiescent ; 10, bourgeon actif (en juillet).

reconnaître deux types de bourgeons végétatifs terminaux : les uns courts et renflés sont déjà entourés de stipules coriaces et sont prêts à hiverner ; les autres allongés, très velus, sont en pleine activité et contiennent les ébauches des feuilles qui se développeront encore avant l'hiver (fig. 9 et 10).

B. — *Systématique et distribution géographique*

La distinction des genres est fondée sur des caractères de morphologie florale ; toutefois à l'instar de l'appareil végétatif, la fleur est très uniforme dans toute la famille et comporte toujours un réceptacle allongé, cylindro-conique, portant des pièces insérées en ordre hélicoïdal et, sauf pour le périanthe, en nombre indéfini. Les variations de ce plan floral sont relativement peu importantes et la délimitation des genres est quelque peu incertaine, comme en témoigne l'abondance des synonymes.

Des *Magnolia* on a séparé d'abord les *Michelia*, dont la fleur comporte un intervalle nu, dit gynophore, entre l'androcée et le pistil, et les *Talauma* dont les carpelles, au lieu de s'ouvrir à maturité sur leur ligne dorsale comme chez les Magnolias, sont très lignifiés, indéhiscents et se détachent de l'axe fructifère par rupture de leur région ventrale. A ces genres, qui sont avec *Liriodendron* ceux qu'adopte Prantl (*Natürl. Pflanzenf.* 1891), la plupart des auteurs ont ajouté *Manglietia* qui possède dans chaque carpelle un nombre d'ovules supérieur à deux, alors que les autres genres n'en possèdent que deux ; toutefois certains *Michelia* ont 5-6 ovules par carpelle, et la distinction du genre *Manglietia* est par conséquent quelque peu arbitraire. C'est néanmoins cette division en cinq genres qui a été utilisée par Th. Durand (*Index generum Phanerogamorum*, 1888) et par Finet et Gagnepain (*Flore de l'Asie Orientale*, 1905).

On considère maintenant comme genre distinct les *Talauma* de la section *Aromadendron*, où le nombre de pièces périanthaires est beaucoup plus élevé qu'ailleurs, supérieur à 18, et les stipules libres (soudées au pétiole chez les vrais *Talauma*). D'autre part Dandy, à la suite d'une révision complète des Magnoliacées (1927) a créé quatre genres nouveaux : *Elmerillia*, qui comprend quelques Talauma océaniens à fleurs petites et axillaires ; *Alcimandra* séparé de *Michelia* pour la raison inverse, ses fleurs étant terminales ; *Pachylarnax*, où il n'y a que deux ou trois carpelles, soudés entre eux en une sorte de capsule ; enfin *Kmeria*, qui possède des fleurs diclines et que l'on rangeait auparavant, soit dans *Magnolia*, soit dans *Talauma*.

Le tableau dichotomique des genres (d'après Dandy, simplifié) peut s'établir comme suit (*Liriodendron* ne figure pas dans ce tableau):

I. — **Fleurs hermaphrodites.**

A. — *Fleurs terminales* (rarement axillaires).

1. — *Carpelles nombreux*; fruit constitué par un ensemble de follicules.

a) *Carpelles mûrs ligneux ou coriaces*; moins de 18 sépales; anthère plus longue que le connectif.

1° Carpelles à déhiscence normale.

a) Gynécée sessile,

2 ovules par carpelle ..... **Magnolia**

Plus de quatre ovules ..... **Manglietia**

b) Gynécée stipité ..... **Alcimandra**

2° Carpelles se détachant par leur bord ventral; stipules soudées au pétiole ..... **Talauma**

b) *Carpelles mûrs charnus, indéhiscents, concrescents*, à deux ovules; 18 sépales ou davantage; anthère plus courte que le connectif; stipules libres ..... **Aromadendron**

2. — *Carpelles 2-3, concrescents*; fruit formant capsule; 9 sépales; stipules libres ..... **Pachylarnax**

B. — *Fleurs axillaires.*

Gynécée sessile; anthère à déhiscence introrse ..... **Elmerillia**

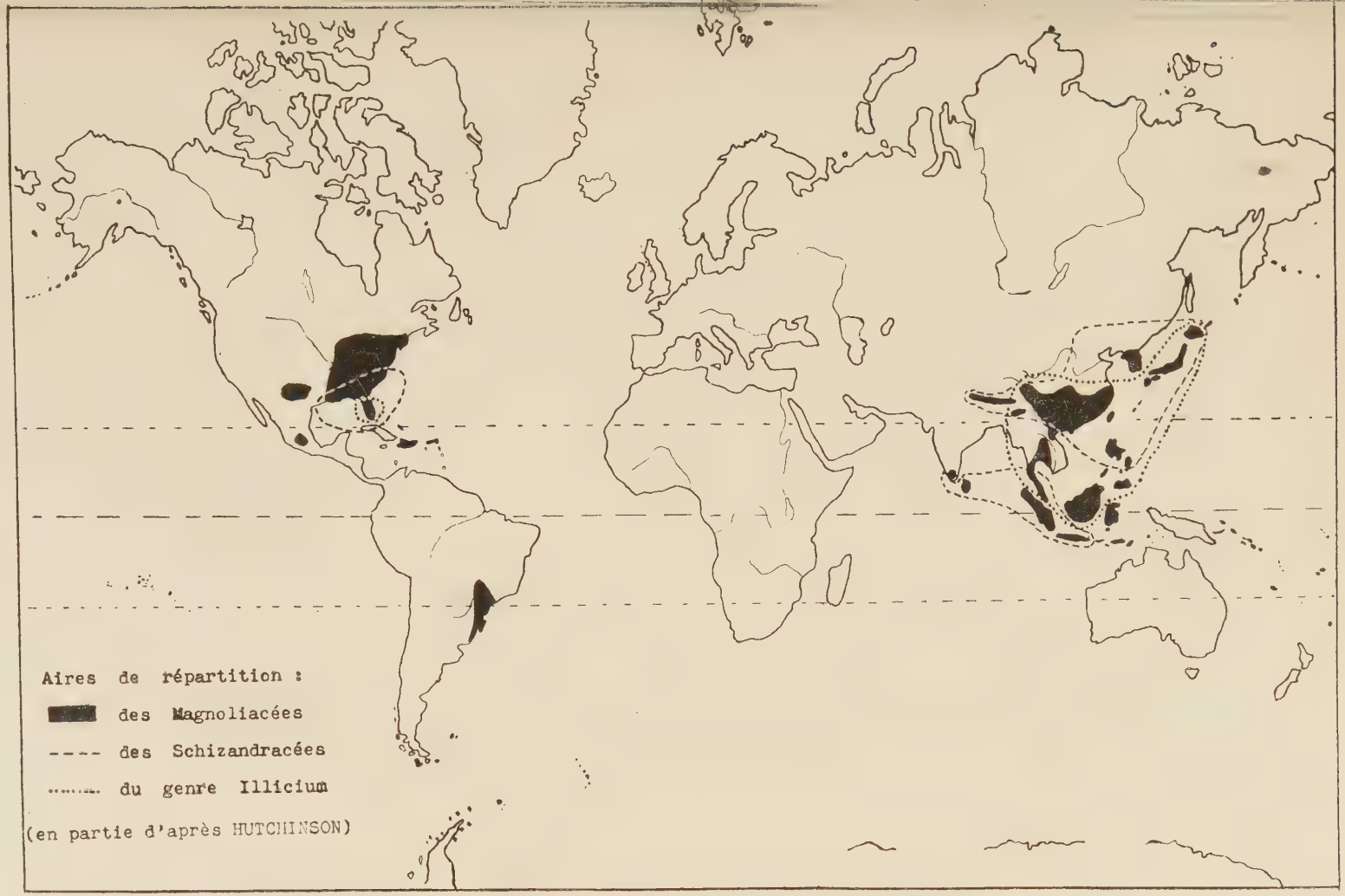
Gynécée stipité; anthère à déhiscence latérale ..... **Michelia**

II. — **Fleurs diclines**, *terminales;* 6 sépales; 2 ovules par carpelle; stipules soudées au pétiole ..... **Kmeria**

L'aire géographique des Magnoliacées est disjointe en deux parties : d'une part, la côte atlantique de l'Amérique, d'autre part, et surtout, l'Extrême-Orient (carte, p. 31). Good, qui a étudié cette répartition en se basant sur 128 espèces connues à cette époque (1923), en attribue 24 au groupe américain et 104 au groupe asiatico-océanien ; aucune n'est commune aux deux continents, et la plupart sont étroitement localisées et font souvent figure d'endémiques, en particulier aux Antilles et dans l'archipel malais. Mais les genres *Liriodendron*, *Magnolia* et *Talauma* existent à la fois dans les deux parties de l'aire.

Magnolia est le genre le plus septentrional : il existe seul aux Etats-Unis et au Japon, et il est peu représenté dans les régions équatoriales ; *Talauma* est par contre beaucoup plus thermophile; il est le seul à franchir en Amérique la zone équatoriale (on en trouve deux espèces dans le Sud du Brésil), et en Asie le nombre de ses représentants croît en allant vers l'équateur (d'après Good, modifié) :

	Magnolia	*Talauma*	*Manglieta*	*Michelia*
Etats-Unis	8	0		
Mexique et Amérique Centrale	7	7		
Brésil Sud	0	2		
Japon	7	0		
Chine et Indochine, Inde et Birmanie.	23	5	4	22
Péninsule et archipel malais.....	4	26	7	4


Aires de répartition :
des Magnoliacées
des Schizandracées
du genre Illicium
(en partie d'après HUTCHINSON)

D'après Good, aucune Magnoliacée ne pousse là où la moyenne annuelle de température est inférieure à 10° C. (50° F.). De même une pluviosité annuelle de moins de 1,25 m. ou l'existence d'une saison sèche très marquée, même associée avec une pluviométrie annuelle plus forte, excluerait les Magnoliacées.

Enfin on sait qu'aucun représentant de cette famille n'est indigène en Europe ni en Afrique.

Cette disjonction de l'aire et son extension dans des régions très éloignées les unes des autres témoigne de l'ancienneté du groupe, et il semble bien s'agir de reliques d'une aire autrefois plus vaste et continue : dès le crétacé, on trouve ces plantes dans toute l'Amérique du Nord, au Groënland, en Europe centrale ; puis à l'Eocène en Alaska, à Sakhaline, etc... : elles paraissent donc avoir recouvert tout l'hémisphère Nord. On les trouve encore dans le Pliocène de l'Europe continentale. La séparation des deux aires actuelles est donc récente ; nous verrons cependant que par leur anatomie les deux groupes de Magnolias sont assez nettement tranchés.

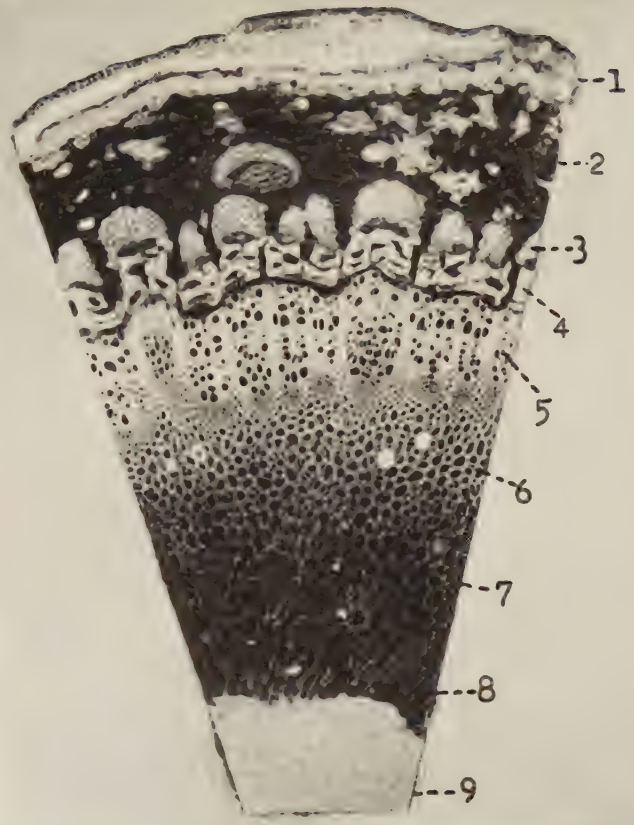
C. — *Histologie*

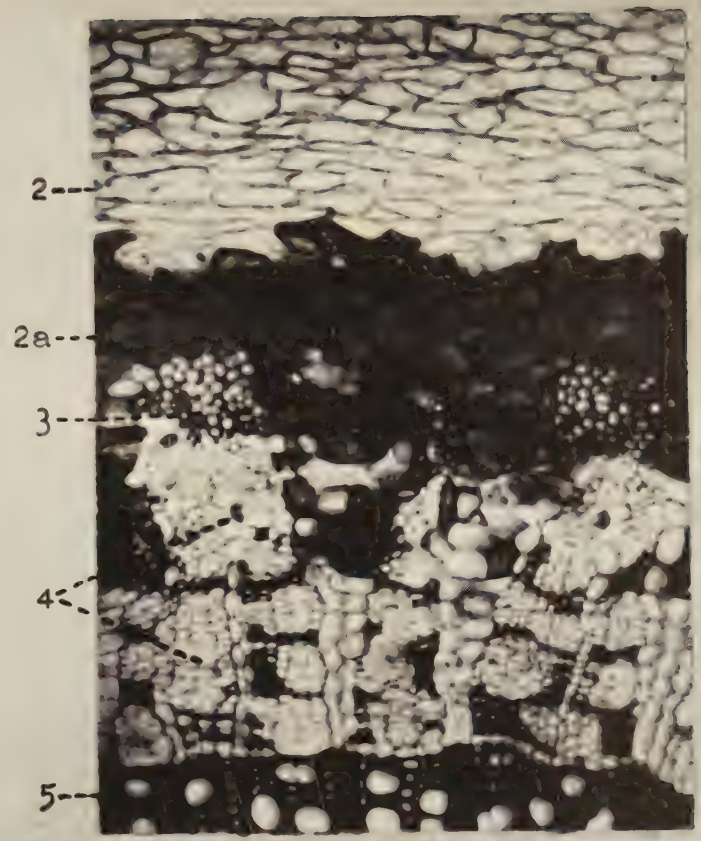
En dehors de l'étude du bois, elle n'a pratiquement pas subi d'apports nouveaux depuis la parution du traité de Solereder (1890 et 1908), malgré la découverte de nombreuses espèces.

Un certain nombre de caractères sont généraux dans la famille. Tous les parenchymes, que ce soit le mésophylle des feuilles, l'écorce ou la moëlle de la tige, contiennent des cellules sécrétrices renfermant une essence (Blenk). La formation du liège est superficielle : très généralement dans l'assise sous-épidermique ; parfois dans les assises immédiatement inférieures (Parmentier). Le bois contient des vaisseaux à perforations scalariformes et des fibres aréolées. Deux caractères sont communs aux Magnoliacées et aux Anonacées : la présence dans la moelle de cellules sclérifiées groupées en diaphragmes transversaux, et les cellules stomatiques bordées par deux cellules accessoires (« Nebenzellen »).

J'ai constaté que les cellules sécrétrices, la formation superficielle du liège, le bois scalariforme et les diaphragmes médullaires se rencontrent chez toutes les Magnoliacées que j'ai examinées, même chez celles qui n'avaient pas encore été étudiées ; il n'en sera donc pas fait mention plus loin dans la description des espèces.

D'autres caractères sont moins généraux ; et de plus, sur un certain nombre d'entre eux, mes observations diffèrent de celles des auteurs précédents, en ce qui concerne soit leur fréquence, soit leur interprétation. Les descriptions histologiques qui se rapportent aux Magnoliacées sont nombreuses, mais très dispersées ; les divers





Phot. 1 (*à gauche*). — Ensemble d'une tige de *Manglietia conifera* (× 50) : 1, liège ; 2, écorce avec sclérites ramifiés ; 3, calottes de fibres périlibériennes ; 4, liber avec stratification de fibres ; 5, bois ; 6, sclérenchyme périmédullaire ; 7, moelle moyenne ; 8, moelle interne ; 9, diaphragme scléreux médullaire. Les taches blanches circulaires correspondent à des poches sécrétrices renfermant encore leur contenu ; d'autres poches (dont une à la limite des tissus 7 et 8) sont vides.

Phot. 2 (*à droite*). — Détail du liber et de la zone périlibérienne de la tige de *Kmeria Duperreana* (× 140), montrant le « péricycle composé » formé de sclérites de l'écorce interne (*2a*) et de fibres périlibériennes (3) ; 4, liber stratifié ; 5, bois.

tissus ont été le plus souvent considérés séparément et sous des dénominations variables ; les figures, lorsqu'il en existe, sont également partielles. Je crois utile dans ces conditions, pour préciser certains points délicats et pour simplifier les indications qui seront données plus loin, de décrire la disposition des différents tissus qui composent une tige de Magnoliacée, et leurs principales variations, dans les coupes transversales (Photographies 1 et 2, planche I).

Le bois constitue très généralement un anneau continu, où les faisceaux ne sont reconnaissables à première vue que vers leur pointe, plus ou moins proéminente dans la moelle. Ces pointes, qui correspondent aux faisceaux ligneux primaires, sont bordées même dans les tiges jeunes par du sclérenchyme qui apparaît dans la région périphérique de la moelle, et remonte entre les faisceaux primaires en formant des rayons médullaires qui se prolongent sous forme de rayons bisériés (parfois trisériés), à travers le bois secondaire. Malgré son apparence continue celui-ci est donc divisé en faisceaux (qui d'ailleurs sont distincts dans les pédoncules floraux). Ces faisceaux contiennent d'autre part de nombreux rayons unisériés, décrits à tort comme « rayons médullaires » et qu'il vaut mieux, suivant la nomenclature de Jeffrey, nommer « rayons ligneux ». Enfin, lorsque des faisceaux quittent le stèle pour se rendre dans une feuille, leur départ laisse une trouée (« gap » des auteurs anglo-saxons) qui est comblée par du sclérenchyme analogue à celui des rayons médullaires : ces « rayons médullaires larges » sont les « rayons foliaires » que Jeffrey cite à propos du Chêne par exemple. Donc, lorsque les auteurs parlent chez les Magnoliacées de « rayons médullaires » de largeur variable, allant de 1 à 12 rangées de cellules, cette expression est défectueuse parce qu'elle groupe sous une même dénomination des structures très différentes.

Le liber primaire est divisé lui aussi en faisceaux distincts, correspondant aux faisceaux ligneux ; le liber secondaire est parfois continu, mais le plus souvent divisé en faisceaux (correspondant aux précédents) par des rayons médullaires bi- ou trisériés, mais cellulosiques. Ce liber contient, dans une partie des espèces, des fibres lignifiées qui sont disposées, soit en strates régulières comme chez les Anonacées, Malvacées, Tiliacées, etc..., soit en travées irrégulières et anastomosées. Dans toutes les espèces sans exception, chaque faisceau libérien est coiffé d'une calotte souvent épaisse de fibres analogues aux précédentes.

L'écorce contient dans tous les genres, sauf dans *Liriodendron*, des cellules sclérifiées de forme très irrégulière, souvent ramifiées, et isolées, ou bien groupées en petits amas ; généralement leur densité est plus grande dans l'écorce interne, et dans une partie des

espèces elles constituent là, au contact immédiat des paquets de fibres périlibériennes, un anneau sclérifié continu qui fait le pendant de l'anneau sclérifié périmédullaire, quoique constitué de cellules plus grosses.

La moelle est de structure hétérogène : sa périphérie est constituée, nous l'avons vu, de cellules très tôt lignifiées et qui bordent le bois primaire ; ce dernier, qui reste souvent cellulosique entre les vaisseaux, forme alors des plages de tissus non sclérifié, inclus entre la moelle sclérosée et le bois secondaire, et généralement détruit sur les vieux échantillons d'herbier, où la moelle est ainsi bordée d'une rangée de trous. La majeure partie de la moelle est formée de cellules plus grandes que les précédentes et à paroi peu épaisse, se lignifiant tardivement et parfois pas du tout. Enfin, une troisième catégorie d'élements est formée de sclérites de grande taille et à paroi épaisse souvent vert-jaunâtre, comme les sclérites corticaux, et groupés en amas qui forment des diaphragmes (9, phot. 1) bien visibles à l'œil nu en fendant en long des tiges desséchées en herbier, dans lesquelles le tissu fondamental de la moelle s'est rétracté.

A cette description, qui regroupe les données déjà acquises, j'ajouterai quelques observations ou interprétations personnelles :

a) L'écorce est parfois lacuneuse, en totalité ou en partie : ainsi dans *Magnolia tripetala* elle présente, par suite de l'abondance des lacunes, l'aspect spongieux qu'on rencontre par exemple chez diverses Monocotylédones, chez des Mélastomacées, etc... Pourtant Parmentier indique, en décrivant cette espèce : « Parenchyme cortical conforme au type général ». Le même caractère se retrouve chez *Michelia punduana*, mais c'est ici la partie interne de l'écorce qui seule est lacuneuse, les quatre ou cinq assises externes étant transformées en un hypoderme collenchymateux. L'écorce est un peu lacuneuse aussi chez *Magnolia grandiflora*.

b) La présence de liber stratifié, qui est un caractère constant dans les Anonacées, est presque aussi générale chez les Magnoliacées, en dépit des indications incomplètes de Solereder (« le liber secondaire est plus ou moins nettement stratifié chez *Magnolia* et *Liriodendron* par des groupes tangentiels de fibres » — « du liber fibreux d'orientations diverses se rencontre aussi chez des espèces de *Talauma*, *Michelia*, *Manglietia* »). En réalité, ces bandes de fibres libériennes, qui tantôt sont parallèles au cambium, tantôt sont disposées irrégulièrement en une sorte de réseau, sont présentes presque partout, et notamment d'une manière quasi générale dans les genres *Manglietia*, *Michelia*, *Talauma*, *Elmerillia* et *Kmeria*.

c) Les vaisseaux spiralés, cités seulement à propos de six espèces

par Solereder et par Groppler, étaient présents chez toutes les Magnoliacées où je les ai recherchés (divers *Magnolia*, *Talauma*, *Elmerillia*, *Kmeria*, *Pachylarnax*).

d) Enfin, les auteurs décrivent un péricycle formé soit de paquets isolés de fibres coiffant les faisceaux libériens, soit d'un anneau sclérifié complexe («gemischter und kontinuierlicher Sklerenchymring») englobant les amas fibreux au milieu d'un sclérenchyme non fibreux. Ce dernier est l'anneau cortical dont il a été question dans la description générale ci-dessus. Il me semble en effet, et nous le verrons plus loin, notamment à propos du genre *Kmeria*, que la considération d'un « péricycle composé » repose sur un emploi abusif du mot péricycle et qu'il y a en réalité juxtaposition de deux tissus dont l'un est une annexe du liber et dont l'autre appartient à l'écorce, comme le montre l'étude des types cellulaires qui le composent (voir chapitre IX et phot. 2, pl. I).

D. — *Disposition topographique de l'appareil libéroligneux végétatif*

L'étude de l'appareil libéroligneux des Magnoliacées ne paraît vraiment pas avoir eu la faveur des anatomistes, aussi bien en Europe qu'en Amérique : touchant la disposition et le parcours des faisceaux dans la feuille et le pétiole, et le raccord de ce dernier à la tige, les données acquises sont extrêmement fragmentaires.

Plitt (1886) a indiqué que les faisceaux formaient chez *Magnolia Decandolii* et *Liriodendron tulipifera* un cercle complet dans le pétiole, et que cette disposition s'éloignait de celle des Renonculacées. Petit (1887) a fait la même constatation chez *Magnolia grandiflora* et *Liriodendron* et observé de plus, dans la partie moyenne du pétiole, deux faisceaux placés en marge du cercle vasculaire, dans les angles latéraux-supérieurs. Worsdell (1908) a étudié la course des faisceaux dans *Liriodendron*, dans *Magnolia tripetala* et dans sept autres *Magnolia* qu'il ne décrit pas, considérant *Magnolia tripetala* comme caractéristique du genre. Il a montré qu'à la base du pétiole, les faisceaux de l'arc ventral de la couronne vasculaire que contient cet organe se soudent aux faisceaux de l'arc dorsal, avant de s'unir à la stèle de la tige ; de plus ces traces foliaires se souderaient les unes aux autres dans l'écorce de la tige de *Magnolia* pour former un système cortical, absent chez *Liriodendron*. Nous verrons que ces conclusions sont en grande partie inexactes : il n'existe ni différence notable entre les deux genres, ni système cortical cohérent chez *Magnolia*, et de plus *Magnolia tripetala* ne représente pas un exemple moyen et typique à l'intérieur du genre *Magnolia*. Enfin Sinnott (1914) étudiant le nombre de « gaps » ou

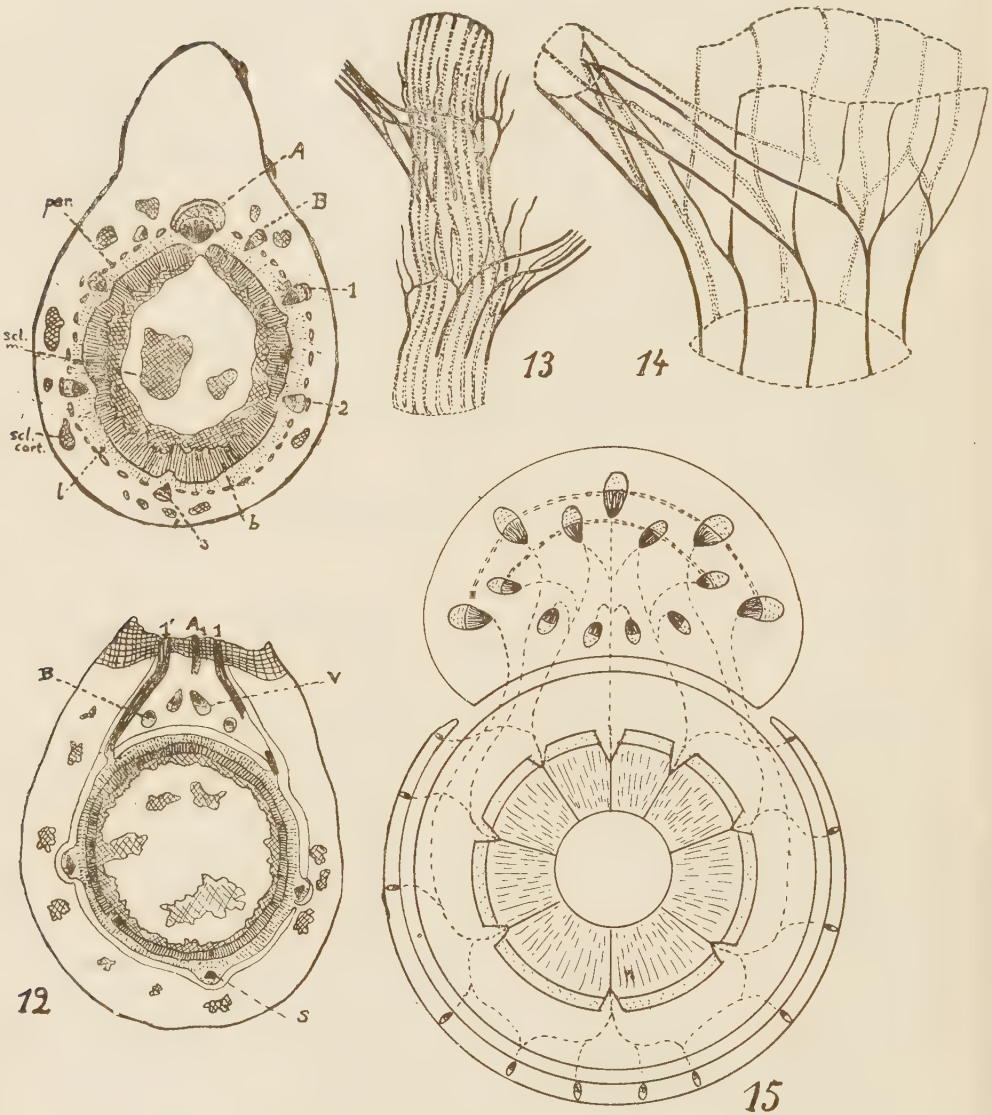


Fig. 11 à 15. — *Liriodendron tulipifera.*

11, coupe transversale au niveau d'un nœud. *l*, liber; *b*, bois; *s. m.*, sclérenchyme médullaire (diaphragme); *s. c.*, sclérenchyme cortical ; autres légendes dans le texte (× 13).

12, coupe dans un autre échantillon, à un niveau un peu supérieur ; le pétiole s'est déjà détaché et le liège cicatriciel est visible à la partie supérieure de la figure (× 13).

13, échantillon éclairci par la potasse ; en pointillé, la stèle ; en noir, la vascularisation des feuilles et des stipules (seule a été représentée la moitié placée du côté de l'observateur) (× 4).

lacunes foliaires ménagées dans la stèle de la tige par le départ de la trace foliaire, indique que ce nombre est trois chez la plupart des *Ranales* (s. lato), 1 chez une partie d'entr'elles, rarement 5 ou 7 chez d'autres, et un nombre plus élevé chez *Magnolia*, *Michelia* et *Liriodendron*.

Quelques dizaines de lignes, quatre figures schématiques sont ainsi tous les documents que nous possédons sur le pétiole et le nœud foliaire dans un groupe dont l'importance systématique et phylogénique est unanimement reconnue.

L'étude ci-après a porté sur une trentaine d'espèces appartenant aux dix genres de Magnoliacées. Le *Liriodendron* a été examiné avec plus de détails : d'une part il correspond assez bien à la moyenne du groupe, d'autre part son étude est plus facile que celle des autres genres, dans lesquels la pilosité et une sclérification abondante gênent sensiblement l'observation.

Genre LIRIODENDRON L.

Liriodendron tulipifera a été seul étudié faute d'échantillons de *L. chinense* ; toutefois les deux espèces sont très voisines, la seconde a longtemps été regardée comme une simple variété, et il est presque certain que, dans une famille où l'anatomie est relativement homogène, aucune différence notable ne doit séparer ces deux formes.

La tige comporte (fig. 11), comme chez toutes les Magnoliacées, une couronne complète de bois et de liber ; seuls les arcs scléreux chymateux dits péricycliques qui coiffent le liber sont individualisés. Une coupe de la tige pratiquée au niveau ou peu au-dessous du bord inférieur de l'insertion du pétiole montre 8 faisceaux qui émergent simultanément de la stèle ; deux d'entre eux sont placés dans le plan de symétrie du pétiole, aux extrémités d'un même diamètre, les six autres étant disposés symétriquement de part et d'autre de ce diamètre.

14, reconstitution en perspective de la structure nodale (la stèle n'est pas figurée). En noir, la moitié placée vers l'observateur ; en pointillé, la moitié opposée (× 13).

15, projection plane de la même structure nodale ; les lignes en pointillé indiquent les rapports des faisceaux entre eux et avec la stèle, les doubles pointillés l'alignement théorique des faisceaux de l'arc dorsal et des « faisceaux médullaires » de WORSDELL.

N. B. — Les figures représentant les coupes transversales (11, 12), et les schémas tels que 15, sont orientés avec le pétiole, ou le faisceau pétiolaire médian A, tourné vers le haut. Il en sera ainsi dans le reste du mémoire. Par suite le pétiole se trouve orienté sur ces figures en sens inverse de sa position morphologique normale.

Les figures telles que 16 à 19, représentant les coupes de pétiole ou de limbe, sont par contre orientées normalement, et il en sera ainsi, sauf indication contraire, dans la suite du mémoire.

Après leur sortie de la stèle, les faisceaux émergent s'élargissent progressivement et tendent vers une forme concentrique dans laquelle le liber entoure le bois, tandis que la trace de leur sortie reste marquée dans la couronne ligneuse de la tige par une masse de parenchyme ligneux large de 2 à 8 assises et à peu près aussi haute (« rayons médullaires larges » ou « rayons foliaires » au sens de Jeffrey).

Dans tout ce qui suit, A désignera le faisceau qui est le plus près de la feuille, S celui qui lui est opposé, et B, 1, 2, B′, 1′ 2′ respectivement les trois paires de faisceaux latéraux.

Le parcours des faisceaux est décrit en allant de la feuille à la tige, *étant bien entendu qu'il s'agit là d'un mode d'exposition commode et absolument indépendant de toute considération ontogénique ou phylogénique sur la valeur respective de la feuille et de la tige.*

Le faisceau A, tout en s'élargissant, se divise en 3, suivant une fission radiale ; en d'autres termes, il se divise en 3 faisceaux composants, dont le dorsal, normalement orienté, devient le faisceau dorsal A^1 placé dans le plan de symétrie du pétiole, tandis que les deux latéraux V subissent une torsion de 180° sur eux-mêmes en tournant leur bois vers l'extérieur de la tige, et deviennent les faisceaux ventraux du pétiole (fig. 12).

Les faisceaux B subissent une torsion analogue et viennent se placer dans l'arc ventral du pétiole, à droite et à gauche des faisceaux V.

Plus haut, les faisceaux 1, puis les faisceaux 2 rejoignent le pétiole — dans lequel ils forment les parties latérales du cercle vasculaire — en suivant dans l'écorce de la tige un trajet subhorizontal (fig. 12).

Enfin, on observe à la base du pétiole 4 faisceaux plus petits et plus rapprochés de l'axe du pétiole que les précédents. Ce sont eux que Worsdell a dû nommer « medullary bundles » (l'absence de figure dans sa description rend cette identification incertaine) ; nous les appelerons m^1 et m^2. Ils proviennent de ramifications des faisceaux A^1 et B (m^1 ayant une origine mixte à partir de A^1 et B, m^2 provenant de B seulement) suivant le schéma indiqué par la figure 15.

La vascularisation des stipules est assurée par : 1° le faisceau S, qui se divise en deux, puis en quatre branches dont les deux externes s'anastomosent avec une branche provenant des faisceaux 2 avant d'entrer dans les stipules ; 2° par des branches issues des faisceaux B^1 et 2. Chaque stipule reçoit initialement six faisceaux, qui se ramifient plus haut (fig. 13, 14 et 15).

Examinons maintenant la disposition des faisceaux dans le pétiole. A sa base, c'est-à-dire peu au-dessus de son insertion sur la tige, il

comporte 13 faisceaux, souvent 11 ou 12 seulement, les faisceaux ventraux ayant tendance à se souder entre eux (fig. 16). Plus haut les dimensions transversales du pétiole diminuent et les faisceaux deviennent presque jointifs ; en même temps leur nombre s'accroît par division jusqu'à atteindre une vingtaine à mi-distance entre la tige et le limbe (fig. 17), puis décroît ensuite jusqu'à 7 ou 8 par suite de soudures (fig. 18). En approchant de la base du limbe on voit, aux angles supérieurs de l'anneau vasculaire, des faisceaux sortir de

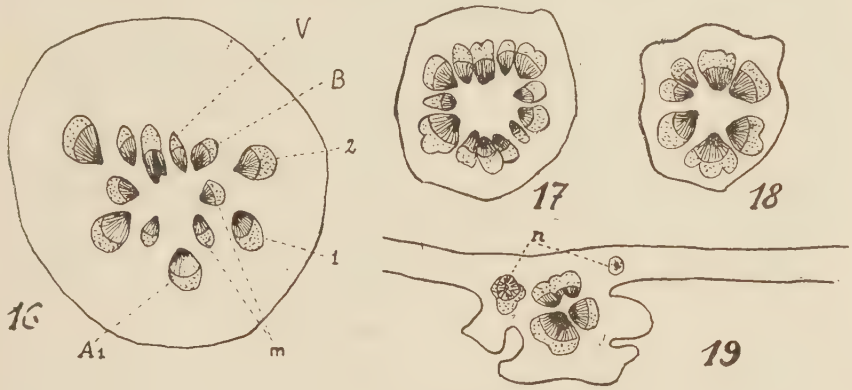


Fig. 16 à 19. — *Liriodendron tulipifera* (× 15).

16 à 18, sections du pétiole depuis la base jusqu'au sommet ; 19, section de la nervure médiane du limbe ; *n*, faisceaux destinés aux nervures latérales.

cet anneau et se placer dans l'écorce : ce sont les « faisceaux latéro-supérieurs » observés par Petit (fig. 19). Il s'agit des faisceaux 1 et 2, dans la mesure toutefois où les remaniements survenus dans le pétiole permettent de reconnaître au niveau du limbe les faisceaux du nœud ; il s'agit tout au moins de ceux qui occupent dans l'anneau vasculaire la place que les faisceaux 1 et 2 y occupaient à la base du pétiole. Ces faisceaux sortants se rendent aux nervures latérales, tandis que la partie centrale des arcs dorsal et ventral du pétiole constitue la nervure médiane du limbe : l'anneau vasculaire du pétiole subit en somme une disjonction topographique qui est assez exactement symétrique de celle qu'il subit au nœud en se raccordant à la stèle de la tige.

Genre **MAGNOLIA** L.

Il comporte une quinzaine d'espèces en Amérique, et une trentaine au moins en Asie orientale. Leurs caractères sont assez variables, mais il est à peu près impossible de distinguer des sections ayant

un contour précis. On peut toutefois reconnaître quelques « noyaux » d'espèces étroitement affines, et notamment :

a) Le groupe des Magnolias nord-américains, tout au moins les trois espèces *M. macrophylla* Michx, *M. tripetala* L. (= *M. umbrella*) et *M. auriculata* (= *M. Fraseri Walt.*), à feuilles allongées et stipules longuement soudées au pétiole, à étamines nombreuses insérées sur un axe floral longuement conique ;

b) Le groupe *Yulan* (section *Yulania*) comprenant deux espèces asiatiques très voisines : *M. conspicua* Salisb. (= *M. Yulan Desf.*) et *M. obovata* Thunb. (= *M. purpurea* Curt.) Ces deux espèces ont donné deux hybrides : *M. Soulangeana* et *M. Lennei*, très fréquemment cultivés dans nos pays, et les quatre formes sont très étroitement apparentées. L'axe floral est renflé au niveau du périanthe, et lors de la fructification une partie seulement des carpelles se développe, le fruit étant alors fortement tordu. Il faut peut-être y joindre les deux espèces japonaises *M. Kobus* Thumb et *M. salicifolia* Maxim., espèces à port très voisin, dégageant toutes deux une odeur d'eucalyptus lorsqu'on froisse les feuilles.

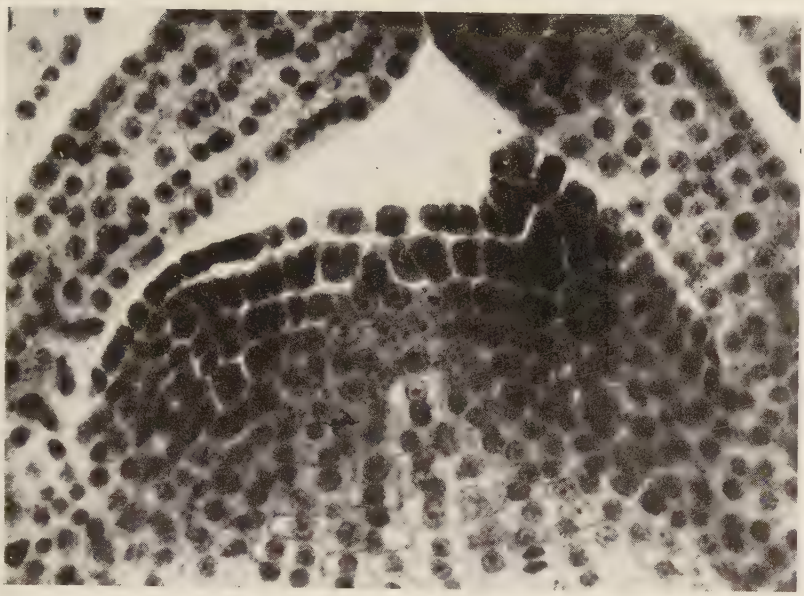
Les affinités des autres espèces sont moins nettes, mais nous verrons ultérieurement que divers Magnolias asiatiques, dont *M. pterocarpa* Roxb., *M. Delavayi* Franchet, et *M. hypoleuca* Sieb. et Zucc. paraissent former un noyau homogène ayant des affinités à la fois avec les deux groupes précédents.

Certains Magnolias (*M. glauca*, *M. stellata*) ont une structure très voisine de celle de Liriodendron ; les autres sont plus compliqués, surtout les espèces du groupe *macrophylla*.

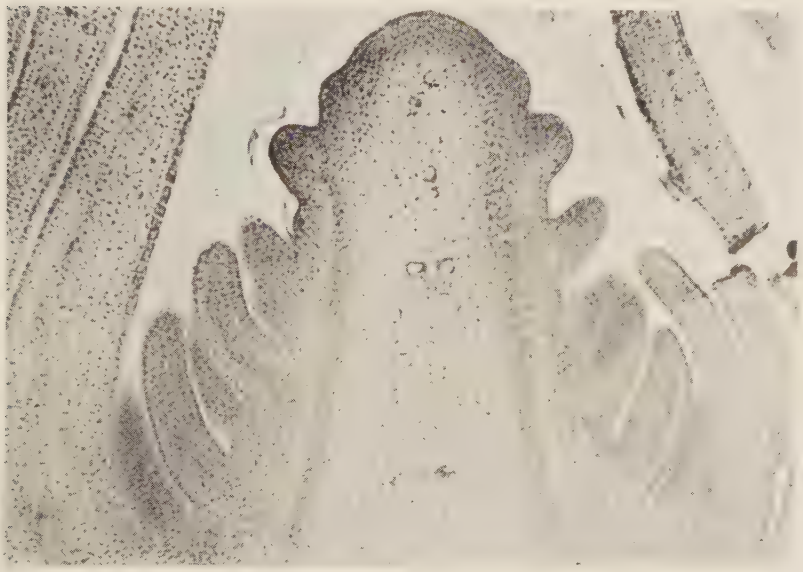
1. *Magnolia glauca* L. (= *M. virginiana*)

C'est une espèce américaine à feuilles allongées, lancéolées, glauques en dessous, caduques ou persistantes suivant l'habitat ; les stipules sont soudées au pétiole. L'écorce est lacuneuse et peu sclérifiée.

Comme chez *Liriodendron*, huit faisceaux émergent de la stèle sensiblement à la même hauteur : sept d'entr'eux se rendent au pétiole. De ces derniers, le médian A se divise rapidement en trois, puis en cinq : A^1, qui sera le faisceau dorsal du pétiole, les deux faisceaux V qui se disposent dans l'arc ventral, enfin deux faisceaux plus petits m, qui n'entrent dans la couronne vasculaire du pétiole qu'après un trajet de quelques millimètres dans la « moelle » de ce dernier et sont sans doute l'homologue des faisceaux dits médullaires



Phot. 3 : Point végétatif d'un bourgeon de *Magnolia obovata* (× 320). Détail du cône végétatif surmonté des dernières ébauches foliaires formées. A droite et à gauche, sur les flancs du cône, deux régions plus sombres correspondent à l'intersection du *mérislème annulaire* avec le plan de coupe. Le sommet du corpus est visible au bas de la photographie.



Phot. 4 : Partie centrale d'une ébauche florale de *Magnolia grandiflora* (× 75). A la partie inférieure, ébauches des étamines; plus haut, ébauche du gynécée sous forme d'un dôme constitué par une tunica (prolongée inférieurement par les cordons procambiaux) et un corpus, et portant deux mamelons correspondant aux premiers carpelles.

du Liriodendron. Les faisceaux B se divisent chacun en deux composants, qui prennent l'orientation inverse et passent dans l'arc ventral. Enfin, les deux paires 1, 2, après avoir détaché des ramifications vers les stipules rejoignent à leur tour le pétiole dont elles forment les parties latérales.

L'arc dorsal du pétiole comporte de la sorte neuf faisceaux qui conservent leur individualité jusqu'à la base du limbe. Au sujet de l'arc ventral, nous devons faire deux remarques :

1° C'est à la suite d'une torsion de 180 degrés autour de leur axe que les faisceaux V et B acquièrent, durant leur trajet dans l'écorce de la tige, leur orientation définitive ; cette torsion affecte, non seulement l'ensemble de chaque faisceau, mais aussi les éléments trachéens individuellement, comme on le voit très nettement en déplaçant la vis micrométrique ;

2° L'anatomie de cet arc ventral est sujette à de notables variations, aussi bien d'une espèce à l'autre, ou d'un échantillon à l'autre d'une même espèce, qu'au cours du trajet dans le pétiole où les faisceaux ventraux se soudent latéralement pour se séparer à nouveau plus haut. Quant aux nervures latérales de la feuille, elles proviennent, ici encore, des angles latéro-supérieurs de la couronne pétiolaire.

2. *Magnolia stellata* Maxim.

Espèce asiatique autrefois placée avec *M. salicifolia*, dans une section *Buergeria* du genre *Talauma*. Le nombre des faisceaux émergents est encore de 8, mais leur division est plus tardive. C'est du bord du « gap » correspondant au faisceau médian que se détachent les éléments vasculaires qui forment la stèle du bourgeon axillaire : cette disposition est générale dans la famille.

3. *Magnolia grandiflora* L.

La tige de cette espèce présente une sclérification abondante de la moelle, du péricycle et de l'écorce. De l'anneau vasculaire se détache d'abord un faisceau médian A, bientôt bifurqué, puis, plus haut et progressivement, les faisceaux B et trois paires de faisceaux latéraux 1, 2, 3 (fig. 20 à 25). La suite est analogue à ce qui vient d'être décrit chez *Liriodendron*, à deux différences près : la présence d'une troisième paire de faisceaux latéraux, et l'émission par chaque faisceau B d'un faisceau B^1 qui se place dans l'arc dorsal du pétiole (fig. 21) puis se soude à A^1. Le pétiole possède ordinairement à sa base onze faisceaux, et plus haut d'autres plus petits intercalés entre les précé-

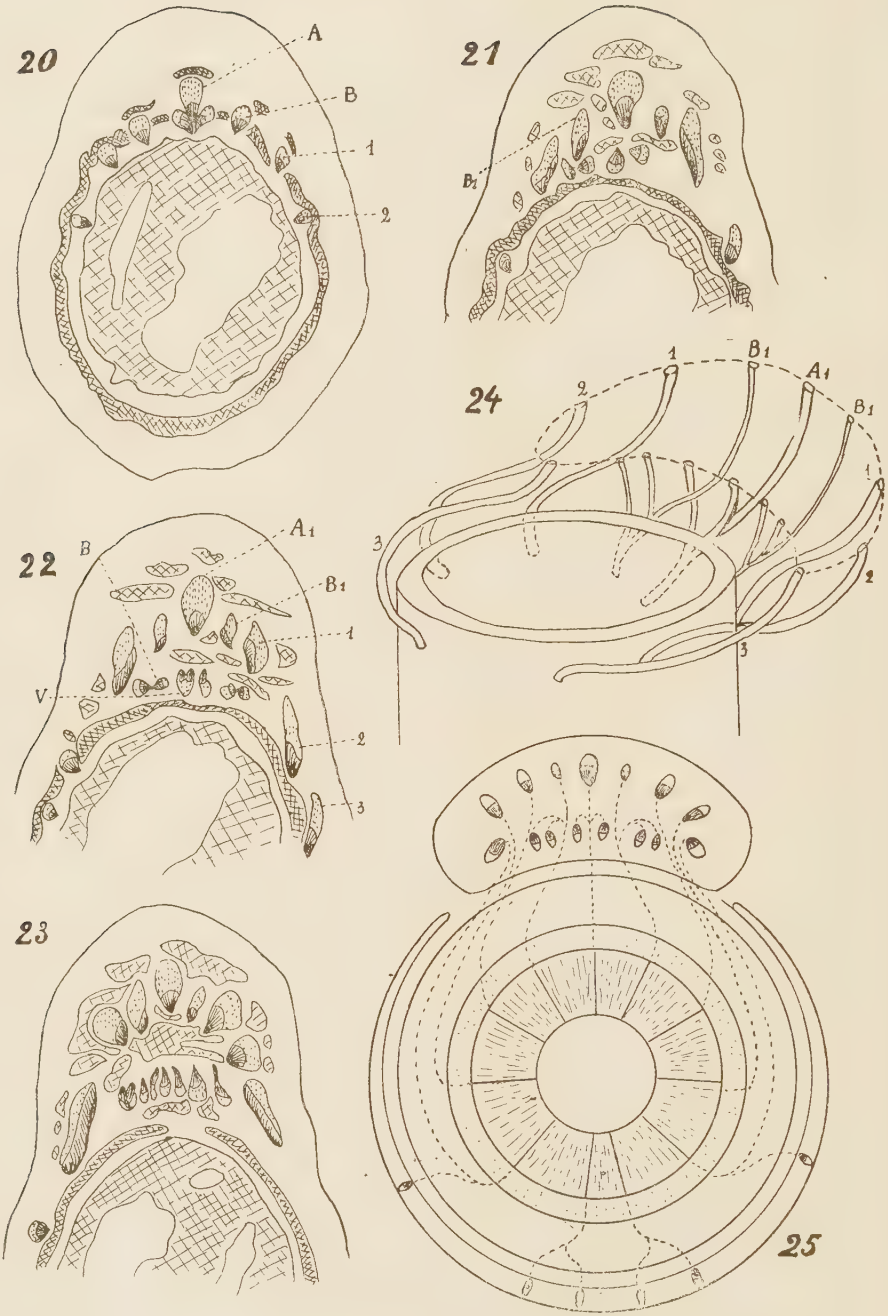


Fig. 20 à 25. — *Magnolia grandiflora.*

20 à 23, sections transversales successives d'un nœud, de bas en haut (× 12) ; légendes dans le texte.

25, projection plane de la structure nodale ; 24, reconstitution spatiale (légendes dans le texte).

dents, de sorte que la nervure médiane du limbe est pratiquement un anneau fermé (fig. 26 à 28).

Les stipules sont desservies, non par un faisceau bifide comme dans les espèces précédentes, mais — particularité du *M. grandiflora*

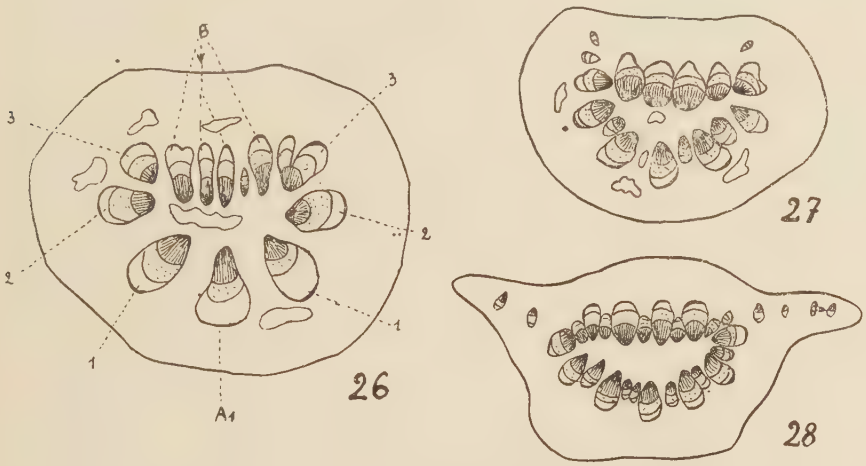


Fig. 26 à 28. — *Magnolia grandiflora*, respectivement base du pétiole, région moyenne du pétiole et base du limbe (× 12).

— par deux faisceaux dont les points d'émergence sont, il est vrai, assez voisins.

Les schémas 30 et 31 indiquent l'ensemble de ces dispositions en projection plane et en reconstitution spatiale (la vascularisation des stipules ne figure pas dans cette dernière).

4. *Magnolia pterocarpa* Roxb.

La disposition est analogue à celle de l'espèce précédente, avec 9 faisceaux se rendant au pétiole. La sclérification, faible dans l'écorce moyenne, est très dense dans l'écorce externe, où elle forme une sorte d'hypoderme, et dans l'écorce interne où elle constitue un cercle autour de la stèle et des faisceaux émergents. Les fibres périlibériennes (dites péricycliques) sont très peu développées. Quelques fibres intralibériennes.

5. *Groupe du Magnolia conspicua* Salisb. (*M. Yulan* Desf.)

La tige montre encore, au niveau du nœud, neuf faisceaux destinés au pétiole (fig. 29), et un dixième, bifide, qui gagne les stipules. La

base du pétiole comporte ici encore onze faisceaux, qui dans la nervure centrale du limbe se soudent en un anneau continu.

La disposition précédente se retrouve presque identique dans les formes suivantes :

M. obovata,
M. Soulangeana,
M. Lennei,
M. Kobus,
M. salicifolia,

auxquels il faut ajouter *M. Wilsonii*, et l'espèce américaine *M. acuminata*.

Chez M. Kobus, la sclérification de l'écorce et du pétiole est très abondante, comme chez *M. grandiflora*.

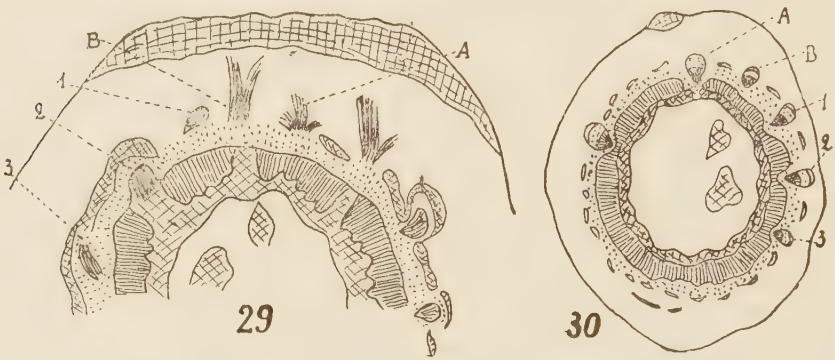


Fig. 29. — *Magnolia Yulan*, coupe transversale d'un nœud. Légendes dans le texte.

Fig. 30. — *Magnolia salicifolia*, nœud accidentellement asymétrique.

La figure 30 représente une coupe de *M. salicifolia* dans laquelle les faisceaux B, 2 et 3 sont absents d'un côté. Cette suppression d'une partie des faisceaux (d'ailleurs accidentelle même dans cette espèce), est extrêmement rare ; en général, l'émission de l'appareil vasculaire foliaire des Magnoliacées se produit, en dépit de sa complication, avec une précision remarquable.

6. *Groupe du Magnolia tripetala* L.

Il s'agit des trois espèces :

M. auriculata,
M. tripetala (= *M. Umbrella*),
M. macrophylla.

Bien que l'émission de la feuille débute, ici encore, par celle de 10 faisceaux, dont un stipulaire, le devenir de ceux-ci est plus compliqué que dans les espèces précédentes :

1° Les faisceaux B, 1 et 2 participent à la fois à la formation des deux arcs ventral et dorsal ; il existe de plus des anastomoses entre 2 et 3. Le pétiole compte jusqu'à 17 faisceaux à sa base.

2° A l'extrémité des rameaux de *M. auriculata* et *M. tripetala*, les feuilles sont très serrées par suite du raccourcissement des entre-nœuds qui n'ont que quelques millimètres de long. Les faisceaux d'une feuille sortent de la stèle alors que ceux de la feuille inférieure sont encore dans l'écorce de la tige, et une même coupe intéresse jusqu'à trois systèmes foliaires consécutifs emboîtés. De plus, il arrive fréquemment que l'un des faisceaux 2 d'une feuille détache une ramification qui reste dans l'écorce de la tige et participe à la constitution du système de la feuille située au-dessus.

Fig. 31. — *Magnolia tripetala*, coupe transversale dans l'extrémité des rameaux : les entre-nœuds sont très courts et la coupe intéresse la structure nodale de plusieurs feuilles successives, d'où l'apparence d'appareil cortical (× 8).
F, F', bases des pétioles de deux feuilles consécutives ; B, stèle du bourgeon axillaire de la feuille F.

Par suite, la tige présente sur une telle coupe, outre sa couronne vasculaire normale, un certain nombre (jusqu'à une vingtaine) de faisceaux souvent concentriques ou étoilés, disséminés dans son écorce (fig. 31). C'est probablement l'examen d'une telle section transversale qui a conduit Worsdell à écrire, considérant à tort *M. tripetala* comme caractéristique du genre, que la tige des *Magnolia* renferme, au contraire de celle du *Liriodendron*, un appareil vasculaire cortical. L'examen de plus d'un millier de coupes, utilisées pour le présent chapitre, ne montre pas un tel système, réserve faite pour la région terminale des rameaux dans les trois espèces dont il vient d'être question (*M. auriculata*, *M. Umbrella*, *M. macrophylla*). L'étude de ce dernier cas

est cependant intéressante, car le raccourcissement des entre-nœuds et les anastomoses entre les faisceaux des feuilles successives dans leur trajet cortical nous permettent de comprendre ce qui se passe au niveau de la fleur et particulièrement au niveau du pistil. L'interprétation de la structure de ce dernier, précédemment fondée (Ozenda, 1942) sur le rapprochement de son anatomie comparée et des données fournies par Worsdell, pourra ainsi plus loin être précisée davantage et dégagée de son caractère hypothétique.

Genre **TALAUMA** Juss.

J'ai étudié trois espèces asiatiques : *T. mutabilis* Bl. (Java), *T. Villariana* Rolfe (Luçon), *T. megalophylla* Merr. (Bornéo), et trois espèces américaines : *T. Plumieri* (Antilles), *T. mexicana* Don. (Mexique). *T. ovata* St-Hil. (l'un des deux *Talauma* du Brésil méridional).

Chez toutes ces espèces, la stèle de la tige forme un anneau complet.

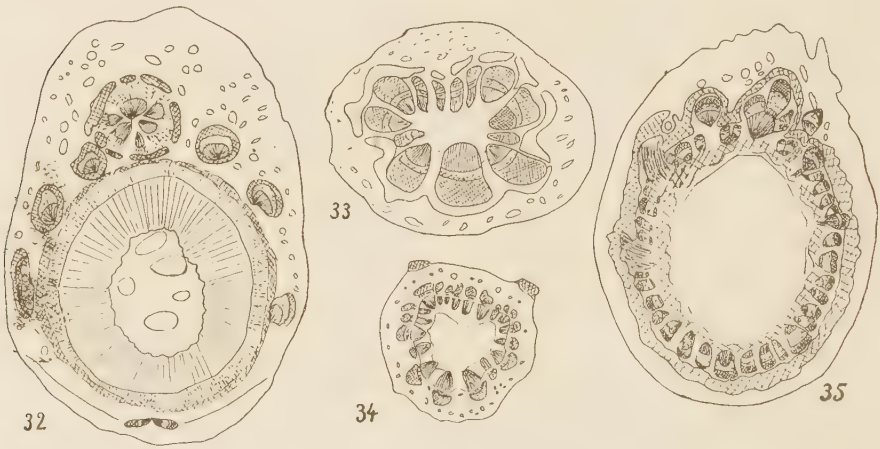


Fig. 32 à 34. — *Talauma mutabilis* (× 18).

32, coupe transversale, avec l'anneau sclérifié cortical entourant la stèle et les faisceaux émergents ; 33 et 34, base du pétiole, avec la cicatrice subérifiée (en 34) correspondant à la chute des stipules qui étaient adhérentes au pétiole.

Fig. 35. — *Aromadendron elegans*, coupe transversale du nœud (× 18).

Le liber est généralement stratifié. Autour du liber, c'est-à-dire dans la zone la plus interne de l'écorce, se trouve constamment un anneau de sclérenchyme épais de quelques assises et continu ; il entoure également les faisceaux nodaux (fig. 32). Ceux-ci sont au nombre de neuf (non compris le faisceau stipulaire) chez les trois espèces américaines et de sept chez *T. mutabilis* et *T. Villariana*. Le

pétiole comprend généralement à sa base un arc dorsal dont les faisceaux sont au nombre de neuf ou sept, suivant le type nodal, et un arc ventral de quatre faisceaux (toutefois ils sont beaucoup plus nombreux chez Talauma megalophylla, ou le pétiole dépasse un cm. de diamètre et les feuilles 70 cm. de longueur) ; les calottes périlibériennes sont à l'état collenchymateux, mais les faisceaux sont noyés dans une sclérification corticale abondante. Cette dernière est très faible par contre dans la partie moyenne du pétiole, où le tissu de soutien est formé surtout par un anneau continu de fibres « péricycliques » (fig. 33 et 34).

A diamètre égal, la tige de *Talauma ovata* est beaucoup moins lignifiée que celle des autres espèces : sur les échantillons étudiés, le liber n'était pas statifié, l'écorce était presque dépourvue de sclérites (en dehors de l'anneau interne qui existe ici également), et les diaphragmes de la moelle peu développés. Ceux-ci sont par contre très nets dans toutes les autres espèces, où ils sont visibles à l'œil nu, par suite de la dissication en herbier qui a fait se contracter les parties les moins résistantes de la moelle.

Genre **AROMADENDRON** Bl. (fig. 35)

Ce genre qui comprend trois espèces de Malaisie a été longtemps inclus dans *Talauma* dont il a le fruit indéhiscent, mais dont il diffère par ses stipules libres, ses pièces périanthaires nombreuses et ses carpelles un peu charnus à maturité. Les caractères histologiques sont sensiblement les mêmes que chez *Talauma* ; en particulier, la gaine sclérifiée corticale est très développée. Je n'ai pas observé de fibres intra-libériennes, bien que Parmentier signale « fibres libériennes en groupes épars ». Le nœud comporte sept faisceaux ; dans la partie inférieure du pétiole l'anneau libéro-ligneux est contracté en une masse compacte.

Genre **ELMERILLIA** Dandy

Il comprend sept espèces océaniennes (Philippines, Nouvelle-Guinée), autrefois placées dans le genre *Talauma* ; *E. papuana* Dandy (= *Talauma papuana*) a été seul étudié ici. La tige présente sensiblement les mêmes caractères que chez *Talauma* : cercle libéro-ligneux continu, bois à zones d'accroissement peu visibles, liber bien stratifié et coiffé de fibres (Les mêmes caractères ont déjà été décrits par Lemesle chez cette espèce et chez *E. pubescens*). Le nœud de *E. papuana* comporte neuf faisceaux émergents, entourés, comme la stèle, par une gaine continue de sclérenchyme cortical.

Genre **MANGLIETA** Bl.

Dans les quatre espèces étudiées, la structure est quelque peu différente. Chez *M. conifera*, *M. Duclouxii*, et *M. phutuensis*, le nœud comporte dix faisceaux émergents ; il n'en comporte que huit dans *M. Fordania*. Dans la première espèce (phot. 1, pl. I), le liber est fortement stratifié ; il ne l'est pas dans les autres. L'anneau scléreux cortical fait partout défaut, mais l'écorce contient un grand nombre de sclérites très ramifiées qui rappellent celles que l'on trouve dans l'écorce du *Trochodendron aralioïdes*. Le pétiole de *Manglietia* est semblable à celui des genres précédents.

Genre **MICHELIA** L.

Il comprend environ 40 espèces, toutes asiatiques. Dans les échantillons des cinq espèces que j'ai étudiées (*M. fuscata* Bl., *M. nilagirica* Zenk, *M. punduana* Hook et Th., *M. champaca* L.. *M. yunnanensis* Franch.), les caractères histologiques sont assez constants : bois à zones d'accroissement peu visibles, sclérification corticale et médullaire faible ; fibres périlibériennes abondantes formant presque un anneau continu. Le liber est franchement stratifié dans les trois premières espèces.

La course des faisceaux est différente de celle qui s'observe dans les genres précédents. Chez *M. fuscata* (= *M. Figo* Spreng = *Liriopsis fuscata* Spach.) il n'y a que six faisceaux émergents — y compris le faisceau stipulaire — disposés suivant un hexagone presque régulier. Seul, le faisceau médian subit sa trifurcation habituelle ; les autres ne se divisent pas (abstraction faite de la branche que chacun d'eux envoie aux stipules) et vont dans l'arc dorsal du pétiole ; ce pétiole ne contient à sa base que sept faisceaux. On doit donc considérer que les faisceaux latéraux sont l'homologue des paires 2 et 1 des genres précédents, et que ce sont les faisceaux B qui font ici défaut (fig. 36, 37 et 42).

La feuille est presque sessile et au cours de leur trajet dans le bref pétiole et dans la base du limbe les faisceaux se comporte comme dans les autres Magnoliacées, se soudant en un anneau semi-lunaire dont les angles s'effritent ensuite en fournissant les nervures latérales de la feuille (fig. 38 à 41).

Chez les autres espèces, la structure nodale est analogue à celle-ci, sauf chez *M. yunnannensis* où il n'y a qu'une seule paire de faisceaux latéraux et un faisceau médian trifurqué. L'aspect est tout à fait comparable à celui que l'on observe au niveau du nœud chez les

Anonacées. Les faisceaux latéraux se divisent dans le pétiole, qui contient ainsi cinq faisceaux dorsaux et deux ventraux. Il est très

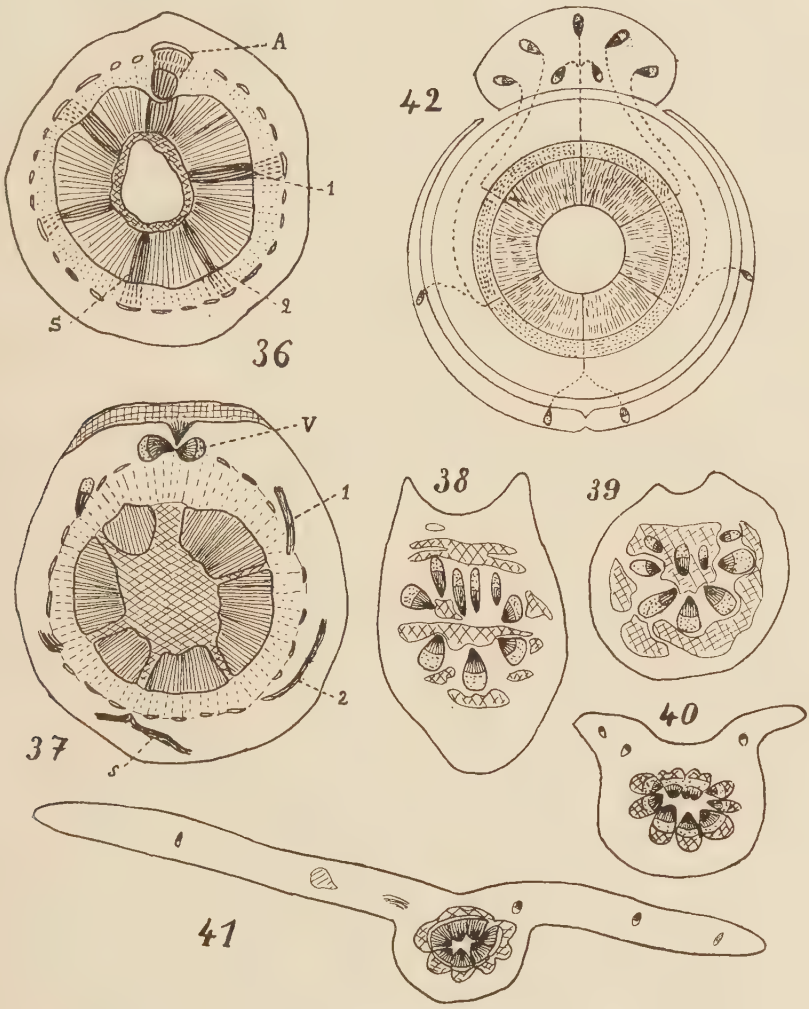


Fig. 36 à 42. — *Michelia fuscata* (× 12).

36 à 37, coupes successives de bas en haut, dans un nœud. 42, projection plane de la structure nodale ; 38 à 40, coupes dans le pétiole, de la base (38) au sommet (40); 41, coupe dans le limbe.

probable que d'autres espèces doivent présenter la même structure simple. Par plusieurs autres caractères, nous le verrons, le genre Michelia apparaît relativement hétérogène.

Genre **ALCIMANDRA** Dandy

Cette hétérogénéité apparaît encore davantage si l'on considère le genre *Alcimandra*, représenté par l'espèce unique *A. Cathcartii* Hook et Th. Cette plante possède un gynophore comme les *Michelia* et c'est dans ce dernier genre qu'elle a été placée jusqu'à une date récente ; Dandy l'en a séparée en raison de ses fleurs terminales. Le nœud foliaire comporte ici trois paires de latéraux (B compris), et le pétiole sept faisceaux ; par ailleurs, l'histologie est très comparable à celle des *Michelia*, et les affinités des deux genres semblent étroites. Les structures nodales d'*Alcimandra Cathcartii*, *Michelia fuscata* et *M. Yunnannensis* paraissent ainsi représenter trois termes d'une même série, dont nous aurons plus loin à rechercher si elles est régressive ou augmentative.

Genre **PACHYLARNAX** Dandy.

Une seule espèce, *P. praecalva* Dandy, caractérisée par un gynécée de trois carpelles seulement, soudés en une masse qui est ligneuse à maturité et en forme de toupie. Les carpelles sont déhiscents par leur bord ventral, et le fruit présente l'apparence d'une capsule septicide.

Ce genre — et le suivant — n'ayant jamais fait l'objet d'une description anatomique, il y a lieu de donner ici quelques détails. L'échantillon étudié est un rameau de 0,5 cm. de diamètre. Le bois est épais et ne présente pas de zones d'accroissement visibles, il contient des vaisseaux à perforations scalariformes ayant 15 à 25 barreaux. Le liber contient quelques fibres, mais n'est pas stratifié ; les fibres périlibériennes sont peu abondantes. Ces dernières sont entourées d'un anneau sclérifié cortical ; en dehors de ce dernier, la sclérification est pratiquement nulle dans le reste de l'écorce.

Le pétiole (Fig. 44 a) comporte à sa base neuf faisceaux (dont deux ventraux) rapprochés et noyés dans une masse compacte de sclérenchyme cortical ; leurs calottes périlibériennes sont à l'état collenchymateux. Plus haut les faisceaux se disposent en un anneau comme dans les autres genres ; la face inférieure de la nervure médiane possède une couche subérifiée de quelques assises d'épaisseur.

Genre **KMERIA** Dandy.

Kmeria Duperreana Dandy avait d'abord été placé dans les *Magnolia*, puis dans les *Talauma*. Sur l'échantillon étudié (rameau de 0,7 cm. de diamètre), le bois présente dans son épaisseur des zones d'accroissement sous forme de deux couches de 4-5 assises à éléments de

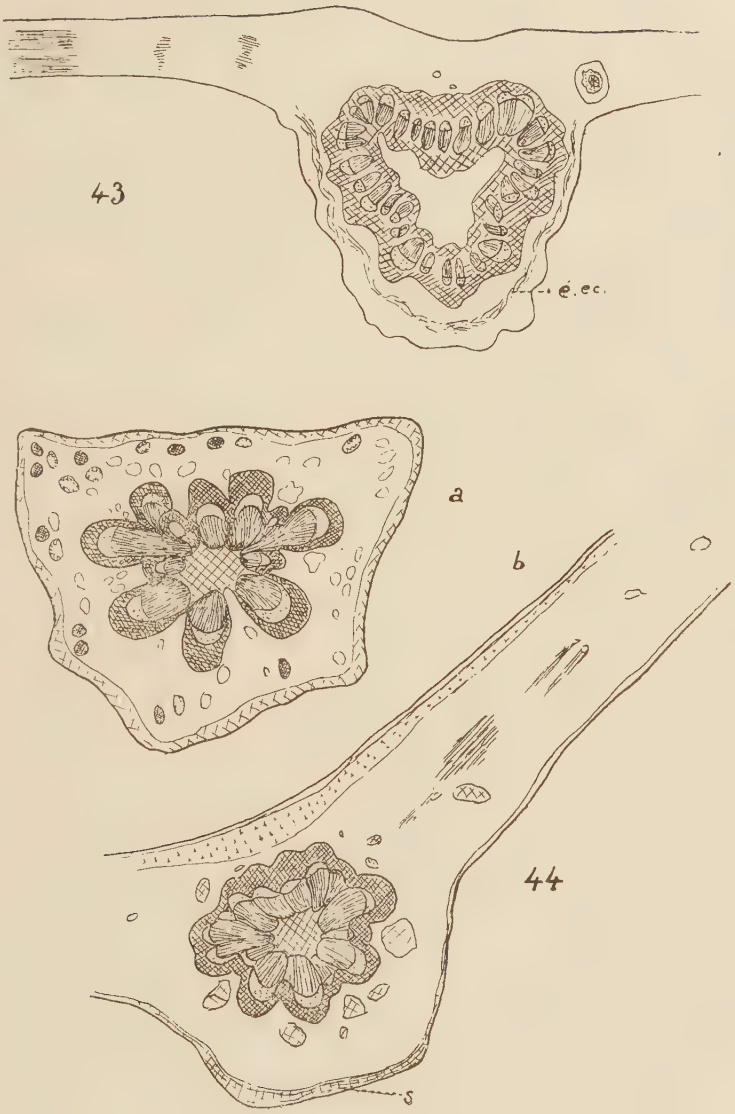


Fig. 43. — *Kmeria Duperreana.*

58, coupe transversale d'une feuille (× 20) *é. éc.*, écorce écrasée. (voir aussi photo 2, pl. I).

Fig. 44. — *Pachylarnax praecalva* (× 20)

44 *a*, coupe du pétiole. Dans l'écorce, poches sécrétrices dont les unes sont vides et les autres contiennent encore leur huile.

44 *b*, coupe de la nervure médiane et du limbe. A la partie supérieure, hypoderme collenchymateux ; S, couche subérifiée.

petite taille. Le liber est très nettement stratifié, plus que dans aucune autre Magnoliacée (sauf *Manglietia conifera*) ; les fibres périlibériennes sont abondantes et à parois très épaisses et l'anneau sclérifié de l'écorce interne est très épais (une dizaine d'assises) et pénètre entre les groupes de fibres, avec lesquelles il constitue une masse compacte (phot. 2, pl. I). Le reste de l'écorce est entièrement cellulosique, riche en poches sécrétrices, et plus ou moins écrasé par la croissance des tissus sous-jacents. La morphologie des vaisseaux est analogue à celle du genre précédent.

Le nœud comporte neuf faisceaux, entourés eux aussi d'un anneau scléreux compact. Le pétiole contient dès sa base un grand nombre de faisceaux ; le bois et les calottes supra-libériennes sont épais, et tous les autres tissus sont cellulosiques. La structure de la nervure médiane est analogue ; tout autour l'écorce moyenne est fortement écrasée. Le limbe comporte un hypoderme de deux assises, puis un palissadique épais de 5-6 assises, et un parenchyme lacuneux à peu près de même épaisseur (fig. 43).

Vue d'ensemble sur les divers genres

1° La première conclusion qui se dégage est la grande homogénéité anatomique de l'appareil vasculaire dans la famille des Magnoliacées.

Le mode de départ des traces foliaires est aussi précis qu'il est compliqué et les variations d'un échantillon à l'autre, même s'ils sont d'espèces différentes, sont relativement faibles.

Ainsi la grande feuille de *Magnolia macrophylla* naît de neuf faisceaux comme celle de *M. salicifolia*, dont la surface est 30 à 40 fois plus faible et la forme très différente. Un rameau de *M. tripetala*, qui portait des cicatrices foliaires de forme et de dimensions très variables, a montré la similitude complète de tous les nœuds correspondants. Chez *Liriodendron*, six nœuds placés sous un bourgeon étaient indiscernables l'un de l'autre sur les coupes, et les trois premiers nœuds du bourgeon ne différaient que par la taille et non par la structure. Chez cette espèce, comme aussi chez *Michelia fuscata*, les pétioles et les nœuds des rameaux axillaires sont construits exactement comme ceux que porte le rameau principal dont ils proviennent.

Il est donc possible d'établir des comparaisons entre espèces ou genres différents sans être absolument tenu de prélever des échantillons dans la même région du végétal.

2° Petit (1887) a appelé « initiale » la section de la base du pétiole des Dicotylédones, et désigné du nom de « caractéristique » la sec-

tion de sa région moyenne, en un temps où les auteurs qui étudiaient le pétiole étaient surtout préoccupés de sa valeur dans la diagnose des espèces. Pour sacrifier à l'usage, disons quelques mots de cette valeur systématique.

Chez toutes les Magnoliacées, la caractéristique comporte un anneau libéro-ligneux complet, aplati sur son bord supérieur. La disposition des faisceaux est ainsi absolument uniforme ; quant à leur nombre, il varie quelque peu à l'intérieur d'une même espèce (par suite surtout des variations de l'arc ventral), et c'est beaucoup plus d'après les caractères histologiques, tels que la sclérification plus ou moins poussée des parenchymes, que l'on peut reconnaître, sinon l'espèce, du moins le genre et la section. Cette conclusion s'écarte des constatations faites par Mme Jovet au sujet des Anonacées, chez lesquelles cet auteur a montré que la nervure médiane du limbe avait une valeur systématique plus grande que le pétiole : cette valeur systématique de la nervure médiane paraît à peu près nulle chez les Magnoliacées.

3° Si nous cherchons dans l'anatomie du nœud et du pétiole, non plus un critérium de détermination des espèces, mais une indication sur leurs affinités, les résultats concordent d'une manière satisfaisante avec ceux qui ressortent des caractères morphologiques. Ainsi le groupe des trois espèces *Magnolia macrophylla*, *M. tripetala* et *M. auriculata*, qui ont des caractères morphologiques très voisins et des aires géographiques analogues, montre une structure nodale que sa complication, qui est ici à son maximum dans la famille, n'empêche pas d'être remarquablement homogène dans ce groupe.

4° Si la couronne libéro-ligneuse du pétiole est peu différente de celle que l'on rencontre dans d'autres Dicotylédones arborescentes, son mode de raccord à la tige est ici, par contre, d'un type particulier. Alors que très généralement chez les Dicotylédones, cette couronne s'ouvre en un arc avant de s'unir à la stèle du rameau, chez les Magnoliacées elle s'aplatit au contraire contre la stèle : l'arc ventral, au lieu de s'ouvrir, s'emboutit à l'intérieur de l'arc dorsal auquel il se soude. D'autre part la vascularisation des stipules est en grande partie indépendante de celle de la feuille, au contraire des autres Dicotylédones où la dépendance est généralement complète.

Il est normal que les stipules, qui embrassent complètement le rameau, aient un système vasculaire lui aussi complètement embrassant ; il est plus remarquable que le pétiole, dont la base d'insertion apparente est relativement réduite, ait une insertion vasculaire qui correspond à trois quadrants environ. Les raisons physiologiques en rapport avec la grande taille des feuilles paraissent

insuffisantes pour en rendre compte, et il semble plus vraisemblable d'y voir la persistance d'une disposition antérieure. Ce point sera examiné en détail plus loin. (Chapitre VIII).

E. — *Point végétatif*

La morphologie externe des bourgeons a été décrite plus haut (P. 27). Les rameaux se terminent par une sorte de sac constitué par les stipules de la dernière feuille épanouie qui sont soudées entre elles en un capuchon ; puis ce dernier s'ouvre suivant une ligne sagittale, par suite de la séparation des deux stipules, et le limbe de la feuille suivante apparaît, plié en long et couché par le côté sur un nouveau capuchon formé de ses propres stipules, lesquelles s'accroissent ensuite en continuant à entourer les feuilles suivantes jusqu'au moment où elles s'ouvrent à leur tour. Ce processus se répète périodiquement, modifié seulement à l'automne par l'apparition de stipules indurées qui seront les écailles protectrices du bourgeon pendant l'hiver.

J'ai étudié le fonctionnement du point végétatif chez *Liriodendron* et chez quatre espèces de Magnolia : *M. grandiflora*, *M. obovata*, *M. auriculata*, *M. tripetala*) ; il est d'ailleurs, à quelques détails près, identique dans ces cinq cas.

Nous avons vu que chez *M. grandiflora* par exemple, certains bourgeons sont dès l'été prêts à hiverner et sont entourés de stipules glabres et coriaces, tandis que d'autres sont encore en pleine activité et entourés d'un étui stipulaire allongé et fortement pubescent.

La figure 45 représente une coupe longitudinale d'un de ces bourgeons actifs de *Magnolia grandiflora*. On y reconnaît une succession de capuchons stipulaires emboîtés, au nombre de 4 dans la figure, de St_2 à St_5. Entre deux capuchons successifs se trouve l'ébauche de la feuille qui correspond au plus interne de ces deux capuchons : ainsi entre St_4 et St_3 on reconnaît l'ébauche F_3.

Au centre du système se trouve un cône surbaissé T, qui représente le point végétatif proprement dit, et qui est surmonté de deux proéminences St_1 qui seront les stipules de la plus jeune feuille en formation (l'ébauche F_1 est hors du plan de la coupe). Le détail du cône végétatif est indiqué par la Photo 3, pl. II ; il se compose de deux parties : à l'extérieur une couche de quatre ou cinq assises à contenu dense et noyau volumineux ; à l'intérieur, sous cette couche, une masse de cellules plus claires et vacuolaires. On sait que l'existence de ces deux régions est générale dans les Angiospermes et qu'elles ont été désignées respectivement sous les noms de *tunica* et de *cor-*

pus par Schmidt (1928). Toutefois, l'histologie des points végétatifs ayant donné lieu à de longues controverses, nous reviendrons plus loin sur l'interprétation des diverses régions, nous limitant pour l'instant à la simple description des faits ; dans ce but la distinction d'une tunica et d'un corpus paraît être le langage le plus simple, car cette distinction saute aux yeux dès le premier examen des préparations.

La partie nue du cône végétatif, c'est-à-dire celle qui se trouve entre les plus jeunes ébauches, a un diamètre de 200 μ environ, la tunica y est épaisse de 50 à 70 μ. C'est une masse indifférenciée où les cellules sont petites, très colorables, et contiennent un cytoplasme dense et un noyau relativement gros. Les cellules des ébauches stipulaires St_1 ont même apparence et sont, elles aussi, fortement colorées. Vers le bas, chacun des bords de la tunica se prolonge par une colonne de tissu méristématique qui est l'ébauche de l'anneau libéro-ligneux (procambium).

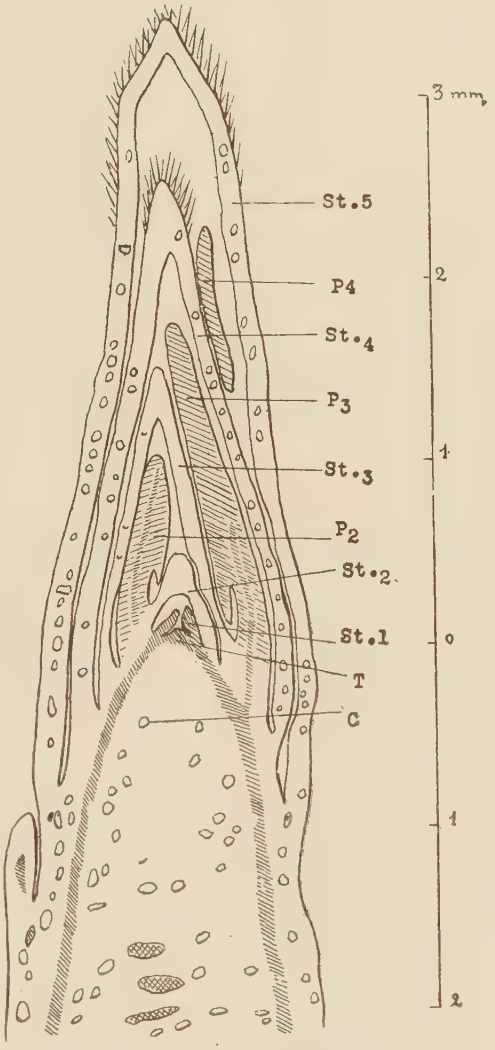


Fig. 45. — *Magnolia grandiflora.* Coupe dans un bourgeon (×36). Légende dans le texte.

Le corpus comporte à son sommet, immédiatement sous la tunica, des cellules à contenu dense et amylifère. Mais son évolution histologique vers le bas, en d'autres termes sa maturation, est très rapide : à deux ou trois assises sous la tunica, certaines cellules, déjà parfaitement reconnaissables à leur grande taille, sont en train de se transformer en poches à essence, qui sont complètement différenciées à 400 μ du sommet. A

1,5 mm. de ce sommet, d'autres cellules épaississent leur paroi et augmentent considérablement de taille (1) ; ces cellules ne sont pas isolées comme les précédentes, mais groupées en amas allongés dans

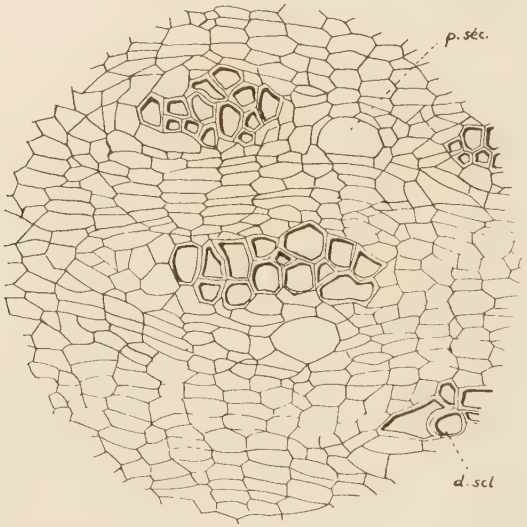


Fig. 46. — *Magnolia grandiflora* (× 110) *Coupe longitudinale.* Différenciation des diaphragmes scléreux et des poches sécrétrices dans la moelle à 2,5 mm. sous le point végétatif.

le sens horizontal et ne contiennent plus qu'un cytoplasme pariétal ; leur membrane se colore en bleu-pâle par le vert de méthyle ; plus bas, ces groupes cellulaires sont complètement sclérifiés et constituent les diaphragmes caractéristiques de la moelle des Magnoliacées ; autour d'eux, les cellules parenchymateuses sont, pour des raisons de tractions mécaniques, étirées et aplaties elles aussi (fig. 46). Signalons enfin que les cellules du corpus, disposées sans ordre près du sommet, sont alignées plus bas en files verticales, comme cela se produit dans beaucoup d'autres familles.

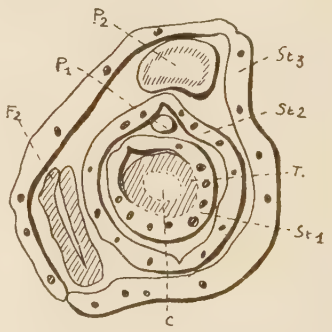


Fig. 47. — *Liriodendron tulipifera*, coupe transversale du cœur d'un bourgeon (× 30). Mêmes légendes que dans la fig. 46.

La formation de la feuille débute par celle d'une éminence qui apparaît

(1) Des sclérites analogues se rencontrent également, on le sait, dans la feuille de *Trochodendron*. Foster (1945) en a étudié le développement et en particulier le mode de ramification.

sur le flanc du cône végétatif, et qui constitue l'ébauche du pétiole. A partir de cette dernière se développe, vers la droite et vers la gauche, un bourrelet annulaire engaînant le cône végétatif et qui en même temps prolifère vers le haut, en recouvrant ce cône. Ainsi se forme, à la façon d'un amnios, le capuchon stipulaire. Au cours

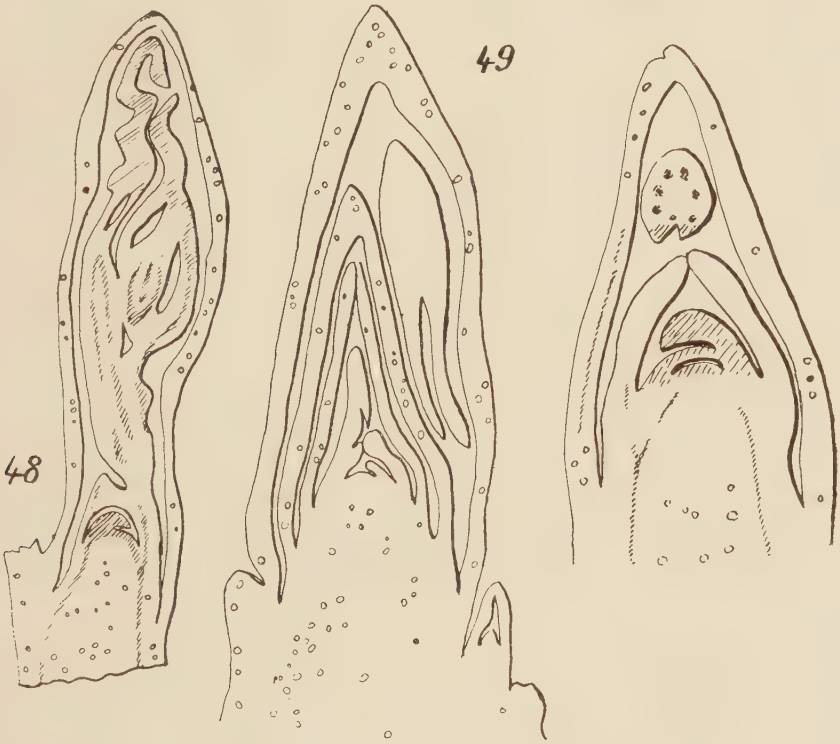


Fig. 48 et 49. — Coupes longitudinales de bourgeons (× 30).

48, *Magnolia grandiflora*, avec ébauche de feuille tordue et chiffonnée (fréquent dans cette espèce). En hachures, les parties méristématiques et procambiales ; les petits cercles correspondent aux poches sécrétrices.

49, *Liriodendron tulipifera*, coupes dans des plans différents montrant le développement des paires de stipules sous forme de deux lames qui recouvrent progressivement le point végétatif et s'affrontent.

de sa formation, il s'étend par croissance marginale, et non par délamination de la tunica sous-jacente (comme l'aspect de certaines coupes tangentielles pourrait le faire croire, d'autant plus facilement que l'aspect cytologique de la tunica et des jeunes stipules est, comme il a été dit plus haut, absolument identique) (fig. 48 et 49).

Très rapidement, les stipules perdent leur aspect méristématique et acquièrent des poches sécrétrices. La différenciation morpholo-

gique et histologique de la feuille proprement dite est plus lente : ainsi les feuilles F_3 et F_4 sont encore à l'état d'ébauches très colorées et de contour massif, sans forme bien définie, alors que les stipules correspondantes sont bien formées, claires, oléifères et portant déjà vers leur sommet les premiers poils.

Ainsi, l'ensemble d'une feuille et de ses stipules naît d'un soulèvement annulaire de la surface de la tunica. De plus, au-dessus de la dernière feuille en formation, la partie nue de la tunica, c'est-à-dire le cône végétatif proprement dit, paraît hétérogène. La photo 3 représente un de ces cônes végétatifs chez *Magnolia obovata*. L'activité méristématique paraît être plus intense vers les bords du cône que dans sa partie centrale, les cellules y sont plus foncées, avec un contenu plus dense et des mitoses plus fréquentes. S'il en est ainsi, cette disposition correspond au *méristème annulaire* que Plantefol a décrit dans d'autres groupes ; le centre de la tunica apparaît comme une partie moins active qui suit passivement la croissance due au méristème annulaire. Ajoutons que vers le sommet du corpus, la limite de ce dernier et de la tunica est assez imprécise. Au-dessous, la photographie montre l'apparition rapide des poches sécrétrices et de la disposition sériée des cellules du corpus. Parfois, comme sur certains échantillons de *Liriodendron*, cette zone périphérique active de la tunica est formée de cellules empilées et alignées, rappelant un peu l'aspect d'une zone cambiale qui entourerait le centre de la tunica et serait continue sous ce dernier, à travers le sommet du corpus.

D'autre part, les bords de la tunica se prolongent inférieurement, dans la partie déjà feuillée de la tige, par un tissu méristématique qui est, avons-nous dit, l'ébauche de la stèle. Il y a lieu de préciser davantage. La stèle est, au moins à l'état jeune, une formation discontinue : elle est, en effet, constituée par les prolongements des faisceaux nodaux des feuilles situées au-dessus du niveau que l'on considère, et si ce niveau est assez voisin du sommet, le nombre de ces feuilles est faible, donc la stèle doit apparaître comme une colonnade ou un réseau de faisceaux distincts, entre lesquels d'autres viendront s'intercaler, à mesure que de nouvelles feuilles se différencient. Or, les traînées méristématiques qui prolongent vers le bas la tunica sont visibles sur toutes les coupes, quel que soit le plan par lequel passe la coupe, et qu'il soit radial ou tangentiel ; donc ce méristème que j'ai appelé provisoirement procambial, se présente non comme une colonnade, mais comme un cylindre fermé. Entre le tissu qui correspond aux faisceaux en voie de différenciation, il existe un tissu également méristématique que sa colorabilité plus forte distingue nettement du parenchyme cortical ou médullaire et

que Louis a décrit (1935), chez diverses plantes sous le nom d'*anneau prodesmogénique*. C'est dans ce *prodesmogène* que se différencie, au fur et à mesure de l'apparition des feuilles, le tissu provasculaire. Lorsque la stèle a atteint son nombre de faisceaux définitifs, le prodesmogène qui demeure entre ces faisceaux « se parenchymatise » (Louis) en donnant les rayons médullaires.

Le tissu provasculaire se développe progressivement à partir de la stèle, en direction du sommet de la feuille. D'autre part, c'est dans la région nodale qu'apparaissent en premier lieu les vaisseaux ; leur différenciation est donc nodifuge chez les Magnoliacées comme c'est le cas général chez les Angiospermes (Van Tieghem, Crafts). Les divers faisceaux nodaux d'une même feuille sont sensiblement contemporains : la structure nodale est réalisée d'emblée. Dans ces cordons provasculaires, les cellules sont souvent alignées suivant des strates perpendiculaires à l'axe du cordon, c'est-à dire que les cellules situées côte à côte ont leurs noyaux à un même niveau. Les cordons présentent de la sorte un aspect tigré tout à fait caractéristique. Il est logique d'admettre qu'elles sont alignées pour la même raison que les cellules des tissus dits secondaires qui dérivent d'un cambium : au lieu d'une assise génératrice il y aurait ici une « file génératrice » qui serait à l'origine du cordon, fait qui reste à vérifier par des études cytologiques.

De même que la croissance du pétiole et sa différenciation sont au début moins rapides que celle des stipules, de même la croissance du limbe est très en retard par rapport à celle du pétiole et de la nervure médiane. La jeune feuille, comprimée entre deux capuchons, est souvent repliée en crosse (*Liriodendron* notamment) de sorte qu'une même coupe transversale peut intéresser deux fois la même feuille. Chez *Magnolia grandiflora* les feuilles sont même souvent chiffonnées dans le bourgeon (fig. 48).

Je n'ai constaté aucune différence fondamentale dans la structure des bourgeons récoltés aux divers moments de l'année. Ainsi chez *Liriodendron*, des bourgeons récoltés aux dates suivantes : 2 février, 1er mars, 16 avril, 21 juillet et 10 novembre, sont absolument identiques, bien que les uns soient à l'état de repos hivernal et les autres en pleine activité. La formation des feuilles est un phénomène régulier dont seul le rythme, et non les modalités, est tributaire des saisons.

Quelle peut être la durée du plastochrone, c'est-à-dire la « période » de ce processus régulier ? Le nombre des feuilles formées sur un rameau donné est chez *Liriodendron* de l'ordre de 10 à 15 pour une année. Comme la période végétative, séparant l'éclosion des bourgeons au début de mars de leur retour à l'état quiescent

vers octobre, est de six mois environ, le plastochrone, c'est-à-dire le temps qui sépare le passage du point végétatif par deux états identiques, serait de l'ordre de deux semaines. Toutefois il est probable que l'activité du point végétatif n'est pas entièrement supprimée pendant le temps de sommeil apparent du bourgeon en hiver et que le plastochrone est, en réalité, un peu plus long. Il n'est pas forcément égal au temps qui sépare l'épanouissement de deux feuilles successives, car le bourgeon contient toujours un certain nombre de jeunes feuilles formant en quelque sorte une réserve, un « volant ». Et comme ce dernier nombre est souvent de l'ordre d'une dizaine de feuilles, il n'est pas exclu que dans certains cas toutes les feuilles qui s'épanouissent au cours d'une année se soient différenciées en réalité toutes au cours de l'année précédente : nous verrons en tout cas qu'il en est toujours ainsi pour les fleurs.

F. — *Anatomie florale.*

La morphologie externe de la fleur est bien connue, car elle sert de support à la distinction des genres et des espèces (voir Baillon). Il ne sera donc question ici que de l'anatomie interne, encore très peu étudiée.

Sauf précisions contraires, les descriptions qui suivent se rapportent à l'anatomie de la fleur vers l'époque de son éclosion. Notons qu'à ce moment certains détails peuvent n'être pas encore différenciés (faisceaux stylaires de *Michelia*) alors qu'au contraire des dispositifs en rapport avec la fructification peuvent être déjà bien développés (sclérites du pistil de *Liriodendron*).

Pour la commodité de l'exposé, l'axe de la fleur est supposé vertical et les coupes transversales de la fleur seront supposées être des plans horizontaux.

Les observations ci-dessous ont porté sur une cinquantaine d'espèces, soit sur l'ensemble de la fleur et du fruit (dans une quinzaine de *Magnolia*. dans *Liriodendron*, deux *Michelia*, un *Manglietia* et un *Talauma*) soit sur une partie seulement de ces organes (notamment dans les genres autres que les précédents).

I. — Pédoncule, spathe et périanthe

Le pédoncule floral, d'une longueur variable (quelques mm. à quelques cm.), présente à sa partie inférieure une structure analogue à celle de la tige. Cependant les faisceaux libéro-ligneux sont distincts, quoique très allongés dans le sens radial et serrés les uns contre les autres ; leur nombre est en général de l'ordre d'une cen-

taine, dans les espèces à grosses fleurs. Ils sont coiffés par les amas de fibres dites péricycliques. La sclérification des parenchymes est beaucoup plus faible que dans la tige ; toutefois la moelle contient des diaphragmes scléreux abondants.

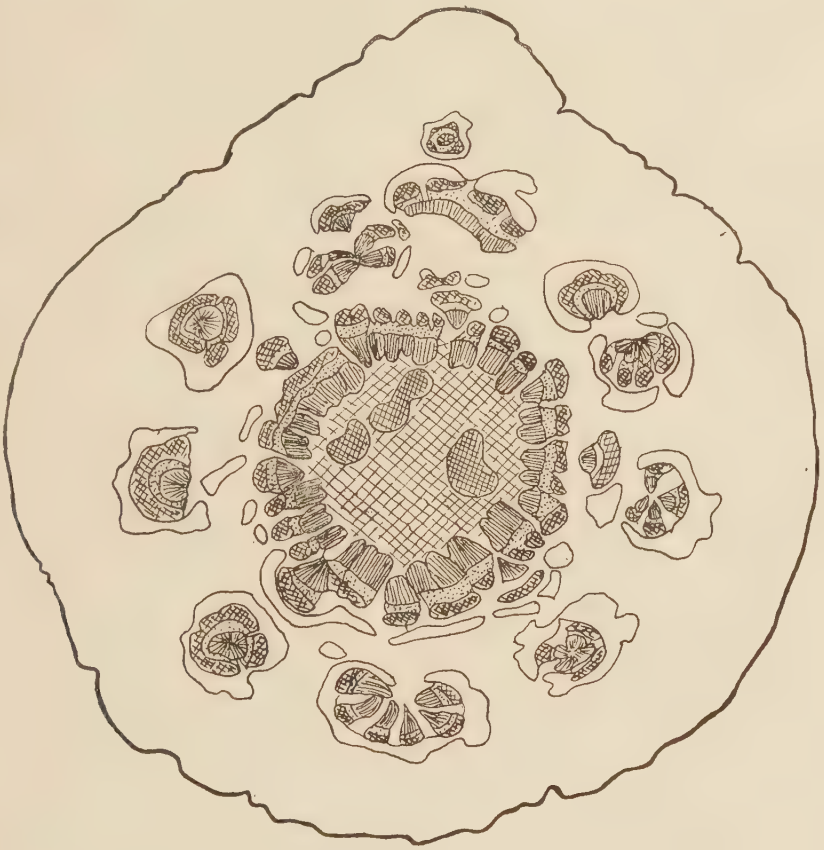


Fig. 50. — *Kmeria Duperreana*. Coupe transversale au sommet du pédoncule floral, montrant la stèle entourée des groupes corticaux de structure concentrique (× 17).

La moelle est formée d'un sclérenchyme (quadrillé lâche) dans lequel des îlots scléreux plus denses (quadrillé serré) correspondent aux diaphragmes. Le liber est coiffé de fibres (quadrillé), elles-mêmes adossées à un sclérenchyme cortical (figuré par des plages blanches).

Plus haut dans la partie moyenne du pédoncule, un certain nombre de faisceaux (généralement une dizaine), sortent de la stèle et continuent dans l'écorce leur trajet vers le réceptacle. Ils s'élargissent rapidement en prenant en coupe transversale une forme d'éventail, puis une structure concentrique, constituant des sortes de stèles cor-

ticales dans lesquelles une masse ligneuse est entourée d'une couche continue ou de plusieurs massifs de liber; enfin, ces faisceaux concentriques se dissocient en formant des groupes étoilés de faisceaux rapprochés par leurs pointes ligneuses (fig. 50). Ces groupes eux-mêmes se résolvent finalement à la base du réceptacle en un réseau confus de faisceaux d'orientations très variées, se divisant et s'anastomosant irrégulièrement entre eux et avec de nouveaux faisceaux issus de la stèle, pour former une sorte de plexus entourant la stèle à la manière d'un manchon. Cette disposition, que j'ai décrite antérieurement (1942) dans le genre *Magnolia* , est générale dans tous les genres de la famille.

Le tissu vasculaire de la spathe est tout entier en rapport avec ces faisceaux corticaux. Ceux-ci émettent en effet vers la périphérie du pédoncule des branches qui s'anastomosent plus ou moins et pénètrent dans la base de la spathe. Lorsque cette dernière possède un pétiole et un limbe bien formés (comme c'est le cas dans la fig. 3) le pétiole contient 3 à 5 faisceaux groupés en un arc et dont l'origine est la même que celle des autres faisceaux de la spathe.

Le raccord vasculaire de cette dernière et du pédoncule est donc un peu différent d'un nœud foliaire normal. Il s'apparente à celui d'une feuille dont la partie centrale (pétiole et limbe) serait très réduite, et dont les stipules, normalement développées, recevraient leurs faisceaux directement de la tige et non de la ramification de la trace pétiolaire. Toutefois, c'est ici le cercle cortical qui joue le rôle de la stèle; mais, ce détail mis à part, rien dans l'anatomie interne ne s'oppose à l'interprétation de la spathe telle qu'elle découle incontestablement de l'examen morphologique.

Au-dessus de cette pièce, la vascularisation du périanthe est assez confuse. Elle dérive entièrement du réseau cortical, qui envoie vers chaque pièce périanthaire un nombre variable de faisceaux, de l'ordre d'une dizaine dans la plupart des cas, parfois moins dans les espèces à fleurs de petite taille. Ainsi chez *Michelia fuscata* chaque pièce périanthaire ne reçoit que trois faisceaux, dont les latéraux se divisent plusieurs fois (photo 8, pl. IV); il n'existe ici qu'un seul rang de faisceaux corticaux, et parfois le faisceau médian d'une pièce périanthaire provient de la stèle.

Il est d'usage de parler de la « fleur primitive entièrement spiralée » des Magnoliacées. Mais s'il est vrai que les pièces périanthaires paraissent insérées suivant un mode hélicoïdal, leur forme évoque plutôt trois verticilles trimères, conformément d'ailleurs à la description de Baillon. L'anatomie interne montre que les trois pièces extérieures constituent un cycle, le réseau cortical ayant souvent à ce niveau une forme triangulaire (toutefois les trois « insertions vraies » ne sont pas rigoureusement au même niveau). Pour les six pièces

internes, la disposition est plus franchement hélicoïdale. Parfois la disposition cyclique s'étend à la totalité du périanthe (photo 6, pl. III).

II. — Androcée

La morphologie de l'étamine est assez variable, même d'une espèce à une autre dans un même genre (fig. 51). Le filet est relative-

Fig. 51. — Etamines des Magnoliacées.

a, Liriodendron tulipifera ; *b*, Magnolia Lennei ; *c*, M. Soulangeana ; *d*, M. macrophylla ; *e*, Talauma pumila ; *f*, Michelia yunnanensis ; *g*, M. Baillonii.

ment court (sauf chez *Liriodendron*) ; les sacs polliniques sont au contraire très allongés et souvent dépassés à l'extrémité par le sommet du connectif qui forme un mucron (sauf chez *Liriodendron*).

Les étamines de *Talauma* sont aplaties en une sorte d'écaille. Parfois les loges de l'anthère sont en partie enfoncées dans les tissus du connectif.

L'étamine contient toujours trois faisceaux, sauf dans une partie du genre *Michelia*, du moins d'après l'examen des 31 espèces ci-dessous (1).

3 faisceaux :

Magnolia macrophylla	Liriodendron tulipifera
M. auriculata	
M. tripetala	Manglietia Duclouxii
M. grandiflora	M. Hookeri
M. acuminata	M. conifera
M. conspicua	
M. Lennei	
M. Soulangeana	
	Michelia Balansae
Talauma pumila	M. excelsa
T. ovata	M. Martinii
T. fistulosa	M. yunnanensis

1 faisceau :

Michelia fuscata	M. floribunda
M. Baillonii	M. foveolata
M. braianensis	M. lanuginosa
M. aenea	M. mediocris
M. Champaca	M. punduana
M. alba	M. nilagirica

Les faisceaux latéraux sont en général courts et ne dépassent pas la base de l'anthère ; le médian au contraire parcourt toute la longueur de l étamine, et se ramifie plus ou moins. Le degré de développement des faisceaux est souvent variable dans les étamines d'une même fleur.

Au delà du périanthe, le réseau cortical s'organise, se délamine pourrait-on dire, suivant deux cylindres emboîtés. Il y a donc sur une coupe transversale, y compris la stèle, trois cercles concentriques de faisceaux (photo 5, pl. III). C'est aux deux cercles externes, corticaux, quese raccordent les faisceaux staminaux (chez *Michelia* il y a un seul cercle cortical, auquel se raccorde le faisceau unique de chaque étamine). La base du filet est généralement incurvée vers le réceptacle, sur lequel ce filet s'insère donc obliquement ; quant aux faisceaux, leur courbure est plus accentuée et leur trajet dans l'écorce du

(1) Faute de matériel, je n'ai pu étudier les étamines des genres *Kmeria*, *Alcimandra*, *Pachylarnax* et *Elmerillia*.

PLANCHE III

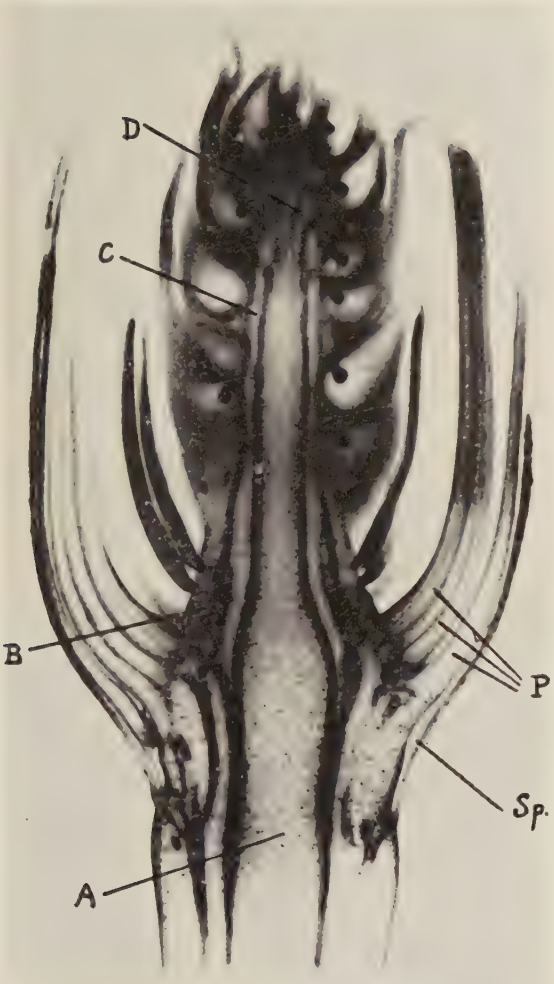
Phot. 5 (en haut). — Coupe longitudinale d'un bouton floral de *Magnolia tripetala* quelques jours avant l'éclosion.

(Coupe à main levée, de matériel frais, éclaircie au chlorallactophénol; 5 cm de longueur env.).

Les trois systèmes vasculaires emboîtés sont visibles, en B notamment. Sp, spathe ; P, périanthe ; au-dessus de ce dernier, deux étamines sont visibles de chaque côté (les autres ont été arrachées par le rasoir). La vascularisation de ces pièces dérive entièrement des faisceaux corticaux. Dans le pistil, on aperçoit (en C par exemple) la stèle et le système cortical qui la double extérieurement ; ce dernier forme en D un réseau losangique (voir aussi phot. 10, pl. IV), la coupe étant à ce niveau légèrement tangentielle. Les points noirs (en A notamment) correspondent à des poches sécrétrices, et l'apparence granitée du parenchyme environnant, à des amas de sclérites.

Phot. 6 (en bas, à gauche). — Coupe transversale dans un pistil de *Magnolia conspicua* deux mois après la floraison. Une partie seulement des carpelles se développent, les autres avortent. Dans la paroi des carpelles, groupes scléreux étirés radialement ($\times$ 3).

Phot. 7 (en bas, à droite). — Coupe transversale dans la base d'un jeune bourgeon de *Magnolia obovata* ($\times$ 20). La pièce la plus externe est la spathe ; en dedans les six pièces extérieures du périanthe, disposées en deux verticilles trimères.


D
C
B
P
Sp.
A

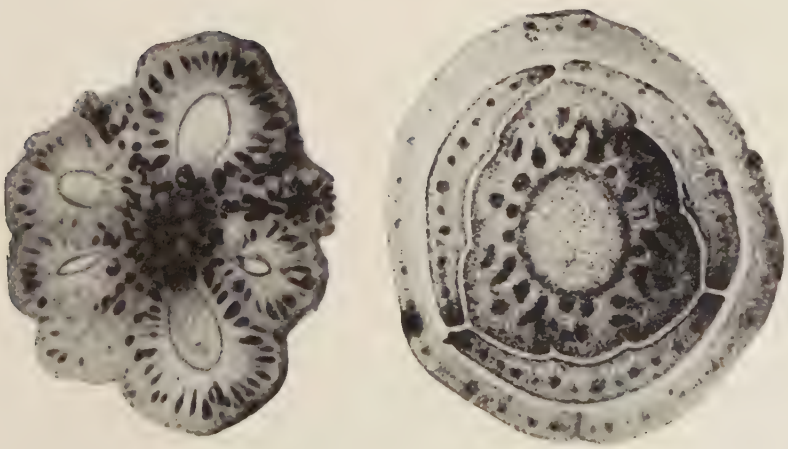


PLANCHE IV

PHOT. 8 (*en haut*). — Coupe transversale d'une fleur de *Michelia fuscata*, au niveau du périanthe (× 20).

Préparation épaisse (1/2 mm environ), éclaircie, colorée au carmino-vert et montée au baume. La photographie est un négatif. La coupe présente en gros la forme d'un tronc de cône dont la petite base (qui correspond à la face inférieure) est tournée vers l'observateur ; les bords biseautés sont visibles tout autour. Dans le réceptacle, un cercle de taches claires correspond à la stèle ; au centre, une autre tache claire (peu visible), à un diaphragme scléreux ; à la périphérie du réceptacle, faisceaux allant aux pièces périanthaires (comparer avec la fig. 68). Entre ces pièces, poils épidermiques du réceptacle.

PHOT. 9 (*en bas, à gauche*). — Coupe transversale d'un bouton floral de *Magnolia auriculata*, montrant le détail d'une ébauche staminale (photo en négatif) (× 70). Du cercle cortical externe (1) se détachent les faisceaux latéraux *l*, encore procambiaux, et du cercle cortical interne (2) le faisceau staminal médian *m* où les premières trachées sont différenciées ; *p. s.*, poches sécrétrices.

PHOT. 10 (*en bas, à droite*). — Coupe longitudinale tangentielle dans le pistil d'un jeune bouton floral de *Magnolia obovata* (photo en négatif) (× 40), montrant dans les tissus du receptacle le réseau cortical, placé dans le plan de coupe et dont chaque maille est traversée par un faisceau carpellaire médian, horizontal donc normal au plan de coupe.

P.S
1
1
2

réceptacle devient sensiblement horizontal. Les latéraux se relient au cercle vasculaire externe et le médian au cercle moyen. Les étamines sont donc indépendantes de la stèle, si nous conservons ce dernier terme pour désigner le cercle interne qui se trouve dans le prolongement de la stèle du pédoncule.

Les cercles corticaux s'appauvrissent progressivement lorsqu'on remonte le long de l'axe, et après le départ des étamines supérieures le plus interne des deux subsiste seul, sous forme d'îlôts concentriques analogues à ceux qui ont été décrits précédemment dans le pédoncule ; c'est lui qui forme plus haut les faisceaux latéraux des carpelles.

III. — Pistil

J'ai étudié en détail dans un travail antérieur (1942) l'anatomie du pistil des Magnolias et les transformations qu'il subit au cours de la maturation. Je rappellerai simplement ici les principaux faits.

On sait que chez les Magnoliacées le pistil se compose d'un nombre généralement élevé de carpelles (parfois plus de 100) insérés sur un axe allongé, non soudés entre eux, mais serrés les uns contre les autres et prenant par l'effet de ces pressions mutuelles une forme polyédrique. Dans la fleur, ils se terminent par un style allongé qui se rompt près de sa base et tombe peu après la floraison.

Le fruit est peu variable. Chez les Magnolias il est composé d'un ensemble de follicules qui s'ouvrent suivant leur ligne dorsale en mettant chacun en liberté deux graines pourvues d'un tégument rouge oléagineux. La déhiscence est déterminée à la fois par des tensions dues à des inégalités de croissance du carpelle au cours de sa maturation, et par le jeu d'un dispositif mécanique ligneux qui provoque, lors de la dessiccation du fruit, une contraction différente de l'endocarpe et de l'exocarpe. La ligne de rupture dorsale est préparée dès le stade floral par un sillon longitudinal et par l'absence de sclérification dans la région qui entoure la nervure dorsale.

Chez une partie des Magnolias (toutes les espèces Nord-américaines et une partie des Asiatiques) tous les carpelles parviennent à maturité ; au contraire chez *Magnolia conspicua* et les espèces voisines, une partie des carpelles avorte et le fruit est irrégulièrement tordu. Il en est de même dans le genre *Elmerillia*. Chez *Talauma*, tous les carpelles mûrissent mais il n'y a pas, en général, de déhiscence dorsale ; le carpelle mûr est complètement ligneux et se détache de l'axe du fruit par rupture de son bord ventral.

L'anatomie interne de l'axe floral comporte un cercle libéroligneux central, dans le prolongement de la stèle du pédoncule, et un cercle cortical formé de faisceaux concentriques qui alternent régulièrement avec les carpelles, et qui prolongent le plus interne des deux cercles corticaux de la zone staminale. Nous avons vu que les carpelles, tassés les uns contre les autres, sont insérés sur le réceptacle par une base polygonale ; les faisceaux corticaux, qui courent le long des bords mitoyens des carpelles, dessinent de la sorte un réseau rhombique

qui est pour ainsi dire le décalque, dans la profondeur du réceptacle, de l'insertion des carpelles.

A mi-hauteur de chaque carpelle, un des faisceaux de la stèle s'incurve brusquement vers l'extérieur, et, suivant un trajet horizontal, se rapproche de la cavité carpellaire, puis se scinde en deux parties, l'une descendante, l'autre montante. La première, parvenue au bas de la cavité carpellaire, passe au-dessous de cette cavité et remonte dans la partie dorsale du carpelle dont elle forme

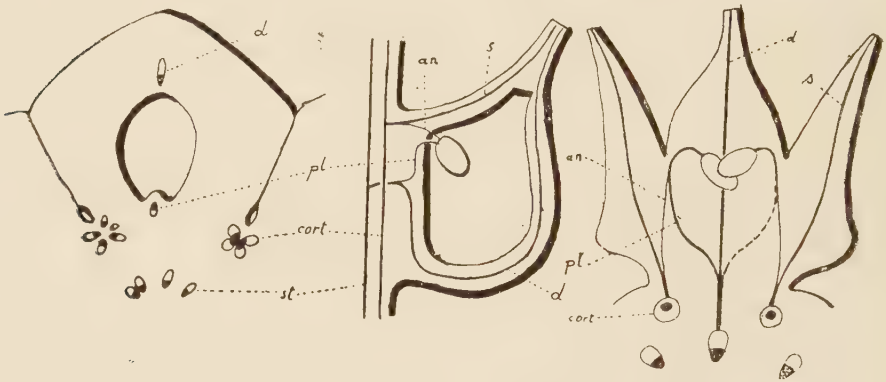


Fig. 52 à 54. — Anatomie du pistil.

52, coupe transversale de carpelle de *Magnolia soulangeana* ; 53, coupe radiale de carpelle de *M. grandiflora*; 54, schéma de carpelle de Magnolia étalé dans un plan et des rapports vasculaires avec réceptacle ; la brance montante commune des faisceaux placentaires *pl* a été rabatue vers la gauche et son trajet figure en ponctué sur la partie de la feuille carpellaire.

la nervure médiane *d*, prolongée jusque dans le style. L'autre partie constitue un faisceau ventral *pl.* qui monte jusqu'au niveau du sommet de la cavité, et, s'incurvant alors vers le bas et vers l'extérieur, vascularise les deux placentas qui sont descendants (fig. 52 à 54).

D'autre part, chacun des deux faisceaux corticaux situés de part et d'autre du carpelle considéré détache au niveau du sommet de la cavité un faisceau *s* qui se rend au style en suivant le bord supérieur (morphologiquement ventral) du carpelle et en détachant une branche *an* qui se rend aux placentas.

J'ajouterai quelques précisions nouvelles. La structure qui vient d'être décrite est générale dans la famille, tout au moins dans les genres pour lesquels j'ai pu étudier l'anatomie interne du pistil : *Liriodendron*, *Michelia*, *Manglietia*, *Alcimandra*. Chez *Michelia* et *Alcimandra*, le gynécée est stipité, c'est-à-dire porté au sommet d'un intervalle nu qui le sépare des étamines (fig. 55), et que par analogie avec ce qu'on observe dans d'autres familles (Capparidacées par

exemple) nous appellerons gynophore (1), et dont nous discuterons plus loin l'interprétation. Ce gynophore a, en gros, la même structure que l'axe du pistil (fig. 56) ; il comporte une stèle et un cercle de faisceaux corticaux, ces derniers cheminant parallèlement à l'axe de l'organe, sans s'anastomoser en réseau comme dans le pistil. Après la floraison, le gynophore et l'axe fructifère s'allongent notablement et les follicules sont parfois séparés les uns des autres (comme le sont aussi les baies de *Schizandra*, voir plus loin) ; souvent une partie de ces carpelles avorte, comme il advient aussi dans divers *Magnolia* (*Magnolia conspicua*).

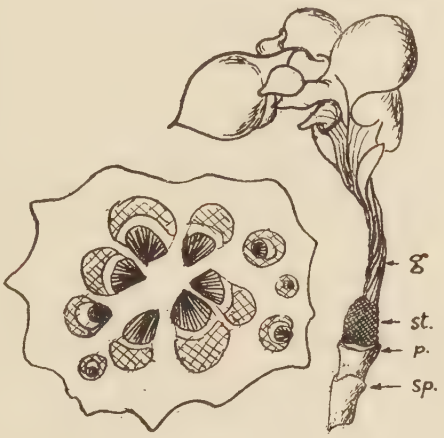


Fig. 55 et 56. — *Michelia Yunnanensis*.

A droite, ensemble du fruit (× 1,5) : *sp.*, *p.*, *st.*, respectivement, insertions de la spathe, du périanthe et des étamines ; *g.*, gynophore ; à gauche, coupe du gynophore (× 60).

Dans la fleur femelle de *Kmeria*, le pistil fait suite au périanthe, sans aucun intervalle libre pouvant correspondre à un vestige d'androcée ; dans ce genre, et dans *Manglietia*, tous les carpelles se développent comme chez les Magnolias américains. Enfin, chez *Pachylarnax* il n'y a que deux ou trois carpelles qui se soudent étroitement en une masse trochoïde entièrement lignifiée à maturité.

En résumé, la vascularisation de la fleur de Magnolia présente trois particularités notables :

1° L'existence d'étamines à trois traces, dont il n'existe que de très rares exemples dans les autres familles (*Persea gratissima*, Lauracée) ;

2° Les rapports des ovules avec la nervure médiane du carpelle. Cette disposition se retrouve également dans les Schizandracées (voir plus loin) et a été observée aussi dans les Wintéracées (Bailey), mais ne semble pas avoir été signalée en dehors des Magnoliales (tout au moins lorsqu'il existe des nervures latérales, c'est-à-dire si l'on met

(1) Le terme de gynophore a été utilisé par quelques auteurs (Finet et Gagnepain) pour désigner la partie du réceptacle qui porte les carpelles, chez toutes les Magnoliacées ; ces auteurs parlent alors de *gynophore stipité* chez les *Michelia*.

à part les cas où le carpelle ne reçoit qu'un seul faisceau, comme chez des Renonculacées, car alors la vascularisation des ovules en dérive nécessairement) ;

3° La présence des faisceaux corticaux. Ces faisceaux représentent la concrescence des traces latérales des appendices, qui se soudent entre elles et constituent un véritable système cortical indépendant de la stèle. Sur une coupe tangentielle intéressant ce système cortical, il se présente comme un réseau à mailles en losanges : chaque maille correspond à l'insertion d'un carpelle ou d'une étamine dont le faisceau médian traverse pependiculairement la maille (photographie 10, pl. IV).

Un tel système cortical indépendant de la stèle sur une longueur égale à un grand nombre d'« entre-nœuds » ne se rencontre guère que dans la tige des Calycanthacées. Un réseau semblable, mais moins net, existe aussi à la base de la fleur d'*Asimina triloba* (Anonacées) et Smith, qui l'a décrit, le considérait comme le seul exemple de système cortical dans une fleur (cet auteur n'a pas étudié les Magnoliacées). Nous envisagerons par la suite l'interprétation que l'on peut donner d'une si curieuse structure. Une première conséquence est l'impossibilité, si l'on conserve l'interprétation classique du carpelle, de continuer à considérer les Magnoliacées comme apocarpes au sens strict : les bords ventraux de leurs carpelles seraient non seulement soudés au réceptacle, mais soudés entre eux, cette union n'étant pas une simple adhérence parenchymateuse, mais intéressant aussi les faisceaux latéraux des carpelles.

G. — *Développement de la fleur*

L'apparition de l'ébauche florale est très précoce. Chez les espèces à floraison estivale (*Magnolia grandiflora*) les boutons floraux sont, à vrai dire, petits et peu discernables des bourgeons jusqu'au début de l'été. Par contre, chez les espèces à floraison printanière, et notamment chez *M. conspicua* dont les fleurs blanches s'ouvrent dès mars, les boutons floraux sont très reconnaissables dès juillet de l'année précédente. Ils mesurent alors, avec les jeunes feuilles qui les enveloppent, 1 à 3 cm. de long comme les bourgeons, mais sont de forme beaucoup plus globuleuse que ces derniers.

Dépouillée des trois ou quatre feuilles qui l'entourent, l'ébauche florale proprement dite est longue de 5 à 10 mm. Périanthe et androcée sont déjà bien formés ; mais le pistil est minuscule et peu différencié. Le développement se poursuit pendant l'été et l'automne et c'est une ébauche ayant presque atteint sa taille définitive qui passe l'hiver.

L'étude ci-après a porté sur les boutons floraux de *Magnolia tripetala*, *M. auriculata*, *M. grandiflora*, *M. conspicua*, *M. Soulangeana*, *M. obovata*, *M. salicifolia* et *Liriodendron tulipifera*. Les stades comparativement les plus jeunes, c'est-à-dire ceux qui correspondent au moindre degré de différenciation, ont été étudiés chez des boutons de *M. tripetala* recueillis en mars, et dont le diamètre était de 3 mm. environ (2,5 mm. une fois la spathe enlevée et le périanthe mis à nu), ainsi que sur des boutons de *M. glauca* de dimensions à peu près identiques.

Les connexions vasculaires du périanthe et de l'androcée sont à ce moment entièrement indiquées (phot. 6, pl. III), du moins à l'état procambial, car les éléments ligneux sont encore peu abondants, surtout dans les faisceaux corticaux. Ainsi au niveau des étamines, le cercle moyen présente seul des vaisseaux ; les deux autres cercles sont encore à l'état procambial. Le faisceau médian de l'étamine comporte lui aussi des trachées, bien visibles sur la phot. 9, tandis que les faisceaux latéraux ne sont représentés que par des cordons procambiaux. Le même fait s'observe chez *M grandiflora*, *M. obovata*, *M. auriculata*.

Le tissu procambial présente en de nombreux points cet aspect sérié, un peu « tigré », en coupe longitudinale, qui a déjà été signalé dans la différenciation du bourgeon et qui est bien visible sur la photographie 6. Les cellules à huile existent dans tout le parenchyme du réceptacle, du périanthe et des étamines, comme dans la tige et les feuilles. Par contre, les diaphragmes scléreux de la moelle ne sont pas encore formés, sauf à la base de la fleur (au niveau du périanthe), où ils sont d'ailleurs seulement ébauchés.

Le pistil est à peine indiqué. Le sommet du réceptacle se présente comme un dôme de parenchyme coiffé d'une couche de quatre à cinq assises de tissu méristématique (photographie 4). Vers la base de ce dôme, quelques mamelons, dont les plus gros n'atteignent pas 1/10 de mm., sont les premières ébauches carpellaires ; le tissu méristématique est ici plus épais et sa partie interne se continue plus bas par une traînée procambiale qui se raccorde à la stèle du réceptacle : c'est à partir de ce procambium que se constitue le cylindre central du pistil. Les faisceaux corticaux de ce dernier sont encore inexistants.

A un stade plus avancé, la forme des carpelles commence à se dessiner : c'est ce qui s'observe par exemple dans un bouton de *M. conspicua* ou de *M. Soulangeana*, recueilli pendant l'été, huit mois environ avant la floraison, et mesurant 2 mm. de diamètre ; à taille égale le degré de différenciation est plus poussé que dans le bouton de *M. tripetala* précédent, car la fleur adulte sera plus petite que

dans cette dernière espèce. Les étamines ont un connectif bien développé et contenant déjà des poches sécrétrices ; dans chaque étamine les sacs polliniques sont indiqués en coupe transversale par quatre amas d'une vingtaine de cellules méristématiques chacun. Les carpelles se forment comme des cupules qui naissent sur les flancs du cône floral, en ordre centripète, c'est-à-dire en commençant par les plus éloignés du sommet. Les ovules ne sont pas encore visibles ; seule la nervure médiane, encore procambiale, est reconnaissable. La stèle de l'axe contient les premiers vaisseaux, mais les faisceaux corticaux du pistil ne sont indiqués que par quelques cordons procambiaux.

Un peu plus tard, les ovules apparaissent, sous forme de deux éminences portées par les bords latéraux-supérieurs du carpelle. Celui-ci est encore une cupule ouverte à sa partie supérieure ; sa région abaxiale (c'est-à-dire dorsale) commence à s'étirer vers le haut, en formant le style. La figure 57 indique la structure du carpelle à ce stade. Toute l'architecture vasculaire du pistil est maintenant formée, mais il n'y a d'éléments lignifiés que dans la nervure médiane et dans la stèle. A ce moment, une coupe longitudinale tangentielle passant par le système cortical (phot. 10, pl. IV) montre que ce dernier est fait d'un réseau losangique encore procambial dont chaque maille est traversée en son centre par un faisceau carpellaire médian, perpendiculaire au plan de coupe, et dans lequel les premières trachées sont reconnaissables.

A mesure que la fleur se développe, l'axe du pistil s'allonge et de nouveaux carpelles apparaissent au-dessus de ceux qui sont déjà formés, et il s'en forme finalement jusqu'au sommet même de l'axe.

On a beaucoup discuté, sur d'autres groupes d'ailleurs, pour déterminer s'il se forme des carpelles jusqu'au sommet proprement dit, si ce sommet est « coiffé » par le dernier carpelle, ou bien s'il reste toujours un reliquat correspondant à la terminaison de l'axe floral ; autrement dit, si l'axe « s'épuise » ou non, en produisant le dernier carpelle et si la fleur est un axe *défini* ou *indéfini*. Les deux cas se présentent chez les Magnolias, souvent dans des fleurs provenant d'un même arbre. Lorsque le « reliquat » se trouve, par l'effet du hasard, être trop petit pour constituer la masse d'une ébauche carpellaire, il reste sous forme d'une minuscule éminence parenchymateuse qui ne s'accroît pas et passe de ce fait très vite inaperçue lorsque le pistil grandit. De toute façon, ce reliquat n'est qu'un détail et ne peut raisonnablement avoir l'importance théorique qu'on a souvent cherché à lui attribuer (Newmann, 1936).

Fig. 57. — *Magnolia salicifolia*, développement du pistil (× 20).

En haut, coupes longitudinales tangentielle (à gauche) et radiale (à droite) de jeunes pistils ; en bas, coupe transversale.

Les numéros indiquent les divers aspects présentés par un carpelle coupé par divers plans, en allant de l'axe de la fleur vers le bord distal du carpelle (première figure) ou en allant du bord inférieur du carpelle vers le style (troisième figure).

Le développement des carpelles sous forme d'une cupule ouverte à sa partie supérieure est bien visible.

H. — *Plantule*

La graine des Magnolias possède une triple enveloppe : un tégument externe, épais et rouge, riche en huile ; un tégument moyen coriace comme un noyau, et un tégument interne mince et brun qui recouvre l'amande. Chez Magnolia grandiflora, cette dernière mesure environ 1 cm. ; elle est lancéolée, aplatie, pointue à l'extrémité correspondant au sommet de la radicule et obtuse à l'autre.

Conditions de germination

La germination est assez difficile et relativement longue (plusieurs mois). On peut l'abréger en opérant dans une étuve ; mais il faut ôter l'enveloppe oléagineuse sur laquelle se développent toujours des Champignons, et stériliser la surface de la graine. Evans, qui a étudié les conditions de la germination chez *M. grandiflora*, indique un temps de l'ordre de 3 semaines à deux mois, suivant qu'on a conservé intact le tégument testacé ou qu'on l'a brisé ou ôté partiellement ; le pourcentage de germination est de 5 à 20 % seulement ; il s'élève jusqu'à 35 % si l'on soumet les graines à des températures alternantes (méthode de Harrington).

J'ai opéré sur des graines de *M. salicifolia* récoltées au cours de l'été 1946 à Verrières-le-Buisson et sur des graines de *M. grandiflora* récoltées à l'automne de 1946 et de 1947 à Nice. Les graines étaient mises à gonfler quelques heures dans l'eau, débarrassées de leur tégument rouge, stérilisées une heure dans l'hypochlorite de calcium à 40 gr. de chlore au litre (méthode de Gautheret) et lavées à l'eau bouillie, puis ensemencées en tubes stériles contenant du liquide de Knop solidifié, à 1,2 % d'agar. Certaines graines étaient débarrassées aussi de leur tégument dur avant la stérilisation. Les tubes étaient préparés par lots de 10, et placés dans une étuve à 22°. Pour *M. grandiflora* le nombre de germinations obtenues a été de 1 à 3 suivant les lots, en un temps allant de 3 semaines à quatre mois, pour les graines débarrassées de leur tégument dur ; au total, sur 80 graines, 19 ont germé. Dans les lots où le tégument a été conservé, il s'est produit très peu de germinations, et en un temps variant de deux à cinq mois. Aucune graine de *M. salicifolia* n'a germé.

La germination paraît également difficile dans les conditions naturelles. Sous aucun des nombreux Magnolias que j'ai eu l'occasion de voir dans diverses régions de France, je n'ai jamais aperçu aucune plantule, même sous les arbres d'où provenaient les graines que j'ai fait germer *in vitro*. On a signalé récemment (Cook) que les Magnolias indigènes à Porto-Rico, bien que formant des peuplements étendus, ne régénèrent pas.

Morphologie de la Plantule (fig. 58)

La germination est épigée. La radicule s'implante dans le milieu et développe au niveau du collet une ou deux racines latérales ; puis l'axe hypocotylé s'allonge et se redresse, soulevant l'ensemble de la graine. La croissance des cotylédons écarte les téguments, mais ceux-ci ne tombent définitivement qu'au bout de plusieurs semaines, et souvent même restent adhérents à l'un des cotylédons. Au moment où ces derniers s'écartent et où la gemmule apparaît, la hauteur de la plantule (hypocotyle et racine principale) est de 10 à 20 cm. ; il s'est écoulé depuis la germination un temps de l'ordre de quelques semaines.

Puis la gemmule se développe en donnant naissance aux feuilles primordiales. Celles-ci sont petites (1 cm. environ), pubescentes à leur face inférieure comme les feuilles adultes de l'espèce, et pourvues de stipules minuscules. Six mois après la germination, quatre à cinq feuilles environ sont développées, et la hauteur de la plantule au-dessus du sol ne dépasse pas dix centimètres : la croissance est donc très lente.

J'ai observé une plantule portant un bourgeon axillaire à l'aisselle de chaque cotylédon ; ces deux bourgeons se sont développés chacun en un rameau vigoureux.

Structure interne (fig. 59 à 62).

Thomas, qui a étudié les plantules de quelques *Magnolia* et *Liriodendron*, signale que chaque cotylédon contient trois faisceaux, dont le médian est lui-même d'origine double (« *double bundle* ») et se divise en deux en pénétrant dans l'axe hypocotylé, où chaque cotylédon envoie ainsi quatre faisceaux. La racine est tétrarche. Cette structure se rencontre dans *M. tripetala*, *M. acuminata*, *M. Soulangeana*. Chez *Liriodendron*, la racine est diarche ; il en est de même chez *M. conspicua*, où en outre les cotylédons ne possèdent qu'un faisceau médian, à l'exclusion de traces latérales. Les deux Magnolias que j'ai étudiés, *M. grandiflora* et *M. macrophylla*, appartiennent au type général, à quelques variantes près.

Un cotylédon de *M. grandiflora* contient, dans sa partie moyenne et supérieure, cinq faisceaux dont les deux extrêmes sont de simples ramifications des faisceaux latéraux. Vers sa base, il n'en contient plus que trois, dont le médian est nettement bifide. Ce dernier se divise en deux dès son entrée dans l'axe, tandis qu'au contraire, les traces latérales qui se font face (c'est-à-dire la trace latérale droite d'un cotylédon et la trace latérale gauche de l'autre, et vice-versa)

se soudent entre elles (fig. 59), de sorte que l'hypocotyle contient dans sa région supérieure deux groupes de trois faisceaux situés de part et d'autre du plan qui passe par le milieu de chaque cotylédon.

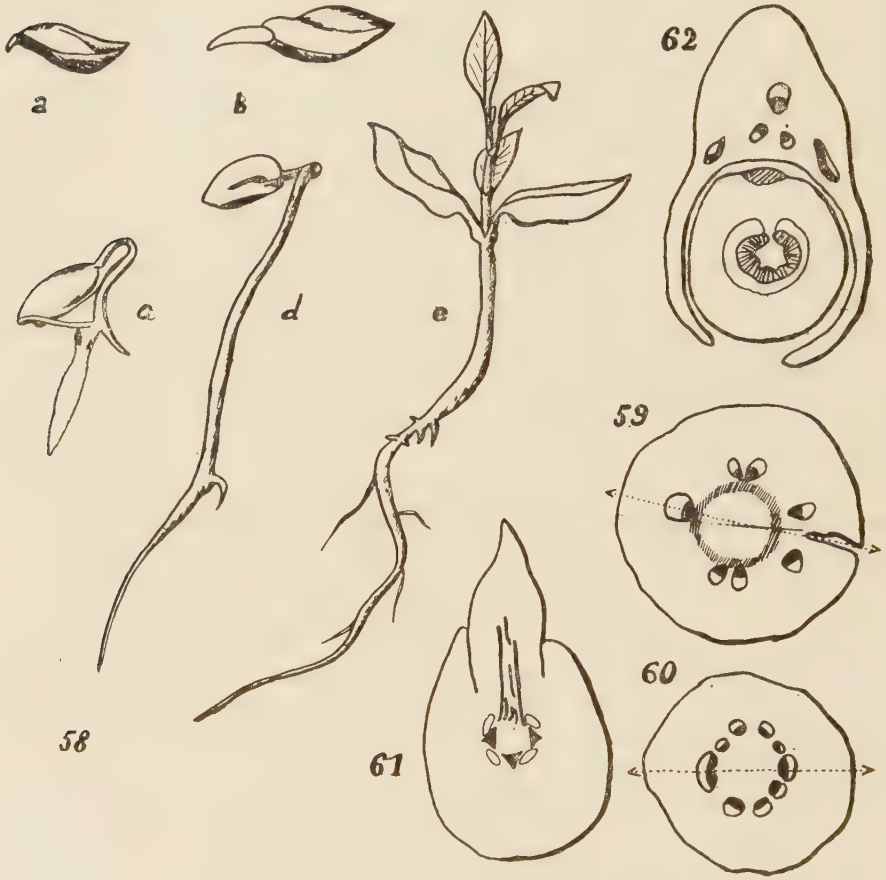


Fig. 58 à 62. — *Magnolia grandiflora*, plantule.

58 : Morphologie de la plantule à divers stades, allant de quelques jours à quelques mois de la germination (grandeur naturelle).
59 : Coupe transversale au sommet de l'hypocotyle (× 24) immédiatement au-dessous de l'insertion des cotylédons. Le plan intercotylédonaire est indiqué en pointillé, comme dans la fig. 60.
60 : Région moyenne de l'hypocotyle.
61 : Racine principale: structure tétrache et départ d'une radicelle.
62 : Coupe de la gemmule au niveau de la première feuille. (Le bois de la stèle de la gemmule et l'ébauche du bourgeon axillaire sont indiqués en hachures.)

Dans la partie moyenne de l'hypocotyle, les faisceaux latéraux se séparent à nouveau, et le nombre total est alors de huit (fig. 60). Au niveau du collet, la structure devient alterne et la racine possède

quatre pôles ligneux dont deux sont dans le plan des axes des cotylédons et les deux autres dans le plan intercotylédonaire (type dit *cruciforme*) (fig. 61). La structure superposée existe tout le long de l'axe hypocotylé ; la plantule est par conséquent « très accélérée ».

Dans une plantule plus âgée, au moment où apparaissent les premières feuilles, le cambium fonctionne déjà dans tout l'ensemble de l'axe hypocotylé et de la racine. Dans cette dernière, le bois forme une masse continue à quatre angles qui correspondent aux quatre faisceaux primaires ; la moelle est déjà entièrement sclérifiée.

Le bois formé dans l'axe hypocotylé jeune ne contient que des vaisseaux, à l'exclusion de fibres ; les premiers vaisseaux formés sont annelés ou spiralés, les suivants scalariformes avec dans leurs parois terminales un nombre de « barreaux » allant de 15 à 25, comme chez l'adulte.

Les premières feuilles formées (feuilles primordiales) sont de petite taille ; leur structure nodale est très simple (fig. 62) et se réduit à trois faisceaux. dont le médian se divise rapidement en trois en remontant dans le pétiole. Le pétiole comporte de la sorte cinq faisceaux, dont trois correspondent à l'arc dorsal du pétiole d'une feuille adulte. La structure se complique rapidement dans les feuilles suivantes.

L'anatomie de la gemmule est analogue à celle d'un bourgeon de la plante adulte, notamment en ce qui concerne la structure du point végétatif.

La plantule de *Magnolia macrophylla* (échantillons reçus du jardin de Trianon) est identique. Indiquons simplement que l'axe hypocotylé possède un endoderme très net et un péricycle qui dès les plus jeunes stades est déjà formé de 2 ou 3 assises, alors qu'il est simple dans la racine.

CHAPITRE IV

SCHIZANDRACÉES

Le groupe des Schizandracées, d'abord considéré comme une famille autonome, puis pendant longtemps comme une tribu des Magnoliacées, érigé de nouveau en famille distincte par les systématiciens modernes, notamment par Hutchinson, renferme une trentaine d'espèces réparties en 2 genres : *Schizandra* et *Kadsura*. Son aire géographique est disjointe comme celle des Magnoliacées : quelques espèces habitent l'Amérique du Nord (Floride), les autres, plus nombreuses, l'Asie orientale (Japon, Inde, Chine, Philippines) (voir carte, p. 31).

Ce sont des lianes dioïques à feuilles caduques, entières, alternes, sans stipules. Les rameaux sont noueux, parfois ailés comme chez S. Henryi (le pétiole étant décurrent sous forme de deux bandes subéreuses qui matérialisent sur le rameau les bords du « segment foliaire ») et se terminent pendant la morte-saison par des bourgeons composés. Chacun de ces bourgeons est triple : il comprend sous ses écailles trois bourgeons élémentaires, dont le médian fournira la pousse feuillée de l'année suivante et chacun des latéraux une grappe d'une dizaine de fleurs. Les écailles des bourgeons composés persistent pendant des années sous forme d'une collerette desséchée à la base de chaque pousse annuelle (fig. 63 et 64).

Le bourgeon végétatif contient une demi-douzaine d'ébauches foliaires imbriquées en capuchon, et un point végétatif convexe recouvert d'une tunica de quatre assises de cellules. A l'état hivernal, les ébauches florales sont de simples boules de parenchyme indifférencié. La floraison suit de près, en avril, le développement des premières feuilles. Les fleurs comportent un périanthe acyclique de 6 à 12 pièces charnues ; dans la fleur ♀ un gynécée de 20 à 30 carpelles distincts, groupés en tête, donnent des baies qui restent groupées chez *Kadsura*, mais sont espacées chez *Schizandra* par suite de l'élongation du réceptacle pendant la maturation, comme cela se produit chez *Michelia*, ou bien chez *Myosurus* ou *Phyteuma* par exemple.

La structure histologique a été étudiée par Matsuda (1896), et en ce

qui concerne le bois par Gloppler (1894) et par Lemesle (1933 et 1946) ; elle présente comme particularités l'existence dans le liber de volumineux canaux à mucilage, et dans les parenchymes de cel-

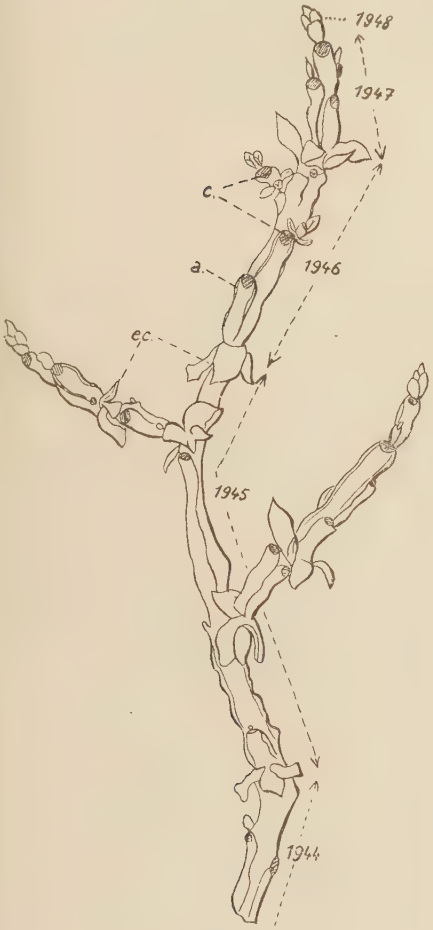


Fig. 63. — *Schizandra Henryi* (× 2/3).

Rameau montrant les pousses annuelles successives séparées par les écailles persistantes *ec.* des bourgeons d'hiver ; *c.*, cicatrices foliaires ; *a.*, ailes subéreuses correspondant aux bords décurrents des pétioles.

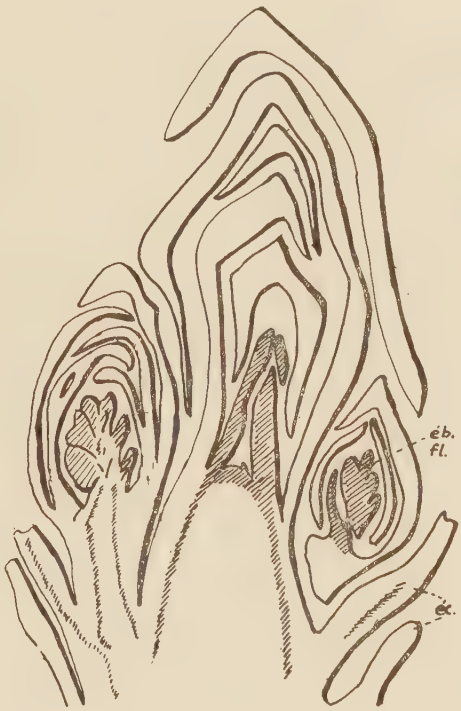


Fig. 64. — *Schizandra chinensis.*

Coupe d'un bourgeon d'hiver montrant le bourgeon végétatif encadré par deux bourgeons à fleurs (× 25) : *éc.*, base des écailles du bourgeon d'hiver ; *éb. fl.*, ébauches florales. En hachures, les régions méristématiques.

lules à paroi incrustée d'oxalate de calcium ; par contre les diaphragmes scléreux qui barrent la moelle des Magnoliacées font ici défaut. Les vaisseaux présentent des cloisons terminales obliques de type scalariforme. Enfin les fibres du bois possèdent des ponctuations

aréolées dont l'ouverture est plus petite que l'aréole : ce sont des « fibres-trachéides », témoins d'une structure très archaïque.

La disposition de l'appareil libéro-ligneux dans la tige et la feuille, ainsi que l'anatomie interne de la fleur, n'ont jamais été décrits.

J'ai étudié cinq espèces : *Schizandra Henryi*, *S. sphenanthera*, *S. chinensis* Baillon (= *Maximowiczia chinensis* Rupr.), *S. grandiflora* Hook et Th. et *Kadsura chinensis* Hance, les trois premières d'après du matériel frais, les deux autres d'après des échantillons d'herbier.

A. — *Anatomie de l'appareil végétatif* (photo 11, pl. V)

Dans les cinq espèces, la stèle forme un anneau complet où les faisceaux ne sont individualisés que par leur pointe. Les zones d'accroissement du bois ne sont en général pas visibles, sauf dans *S. Henryi*. Le liège se forme toujours dans l'assise sous-épidermique.

Les caractères des tissus sclérifiés appellent quelques précisions. Dans une tige très jeune (0,3 cm de diamètre) de *S. Henryi* par exemple, aucun tissu lignifié n'est visible en dehors du bois, et le tissu intercalé entre les vaisseaux primaires (rayons médullaires) est lui-même cellulosique. Dans une tige plus âgée (0,6 cm) de la même espèce, la sclérification de l'écorce et de la partie centrale de la moelle est très faible et n'intéresse que des cellules isolées ; par contre, on observe à la périphérie de la moelle une bande scléreuse de quelques assises dont les plus internes sont formées de cellules isodiamétriques et dont les plus externes (c'est-à-dire celles qui bordent le bois) sont constituées par des fibres. D'autre part, à la périphérie du liber il existe une assise, d'ailleurs discontinue, de cellules fibreuses : c'est « le péricycle » (suivant la notation classique) ; l'assise de l'écorce qui confine à ce péricycle est formée de cellules légèrement aplaties, mais ne présente aucun caractère particulier permettant de l'homologuer à un endoderme. Enfin, çà et là, le liber présente dans son intérieur une ou deux bandes tangentielles unisériées de fibres (« liège dur ») correspondant à un début de stratification.

Ajoutons trois remarques relatives à ces fibres :

1° les fibres péricycliques sont disposées irrégulièrement, mais suivant une seule assise, chez *Schizandra*, et sur 2 ou 3 assises chez *Kadsura* ;

2° les fibres de « liège dur » font défaut chez *Schizandra sphenanthera* et *Kadsura chinensis*, tout au moins d'après les échantillons que j'ai étudiés ;

3° les deux catégories coexistent chez *S. Henryi* et *S. grandiflora*, et de plus elles contiennent dans ces deux espèces des cristaux d'oxalate de calcium incrustés dans la paroi. On sait que ce type de cellules cristallifères est caractéristique des Schizandracées ; elles ont été découvertes par Vesque dans la

moelle des Kadsura, puis signalées dans l'écorce et la moelle des deux genres et parfois dans le liber; nous les voyons ici exister également dans le péricycle.

Le raccord de la feuille, chez *Schizandra Henryi*, tel qu'on peut l'étudier sur une série de coupes transversales faites de bas en haut, se manifeste toujours par une boucle de l'anneau stélaire qui se

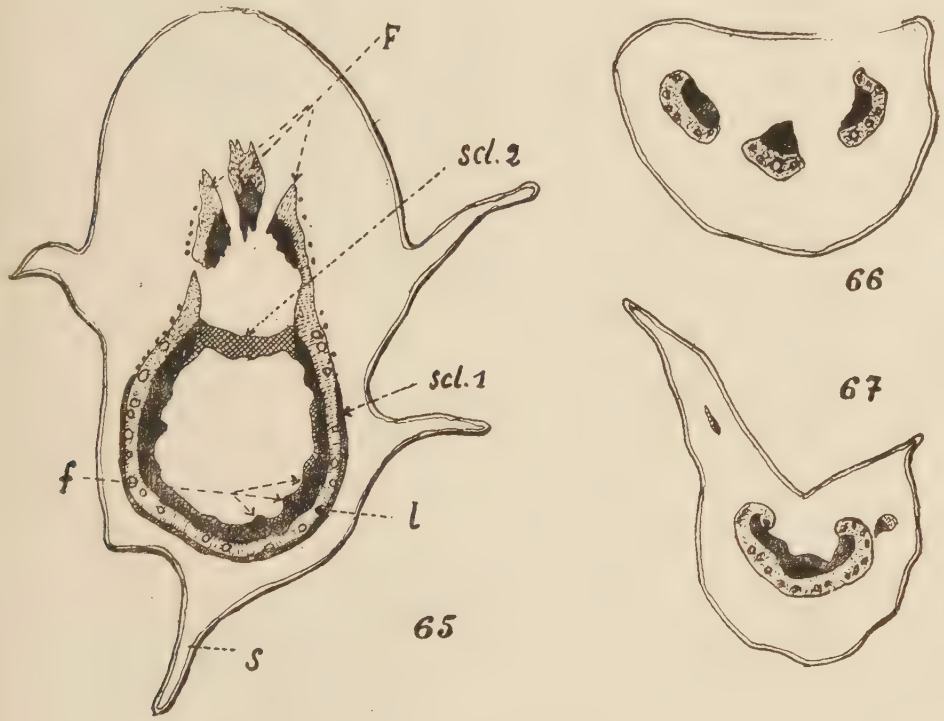


Fig. 65 à 67. — *Schizandra Henryi.*

65, coupe transversale d'un rameau au niveau d'un nœud foliaire ; *F*, faisceau de la feuille émergente ; f_1, faisceaux d'une feuille supérieure ; *S*, ailes subéreuses ; *l*, liber avec canaux sécréteurs ; $scl._1$, sclérenchyme périlibérien ; $scl._2$, sclérenchyme périmédullaire, comblant la lacune foliaire. Le bois est figuré en noir.

66 et 67, sections transversales du pétiole, dans sa région moyenne (66) et à la base du limbe (67).

bombe vers l'extérieur (fig. 65). Cette boucle s'accuse de plus en plus (formant, dans l'espace, une sorte de console creuse ou de cuiller portée par le cylindre stélaire) et entraîne la bande scléreuse externe, mais non la bande périmédullaire qui demeure comme un rideau à travers la « fenêtre foliaire ».

Très rapidement la boucle foliaire se résoud en trois faisceaux qui

gagnent le pétiole, où ils cheminent séparément (fig. 66). Dans la moitié supérieure du pétiole les deux faisceaux latéraux se divisent chacun en deux branches dont l'interne rejoint à la base du limbe le faisceau médian.

Les bords de la fenêtre foliaire constituent, comme c'est le cas général chez les Angiospermes, deux arcs qui plus haut se soudent en un tube constituant la stèle du bourgeon axillaire.

En résumé, le nœud foliaire est caractérisé par l'existence de trois traces, mais d'une seule lacune. Il est profondément différent de celui que nous avons observé chez les Magnoliacées.

L'anatomie du nœud est identique à celle qui vient d'être décrite chez les autres espèces étudiées, à quelques détails près. Chez *Schizandra sphenanthera* la disposition ne présente aucune différence notable. Chez *Schizandra grandiflora* la gaine scléreuse périmédullaire est interrompue au niveau de la fenêtre foliaire. Chez *Kadsura chinensis*, les trois faisceaux conservent leur individualité, même à l'intérieur de la boucle.

B. — *Anatomie de la fleur* ♂ (*Schizandra Henryi*)

Le cercle libéro-ligneux de la tige se résoud dans le pédoncule floral en un cercle de faisceaux distincts (une quinzaine). La bande sclérifiée périmédullaire a disparu, et les fibres périlibériennes également. Comme dans la tige le liber renferme des canaux à mucilage.

Au niveau de l'insertion de chaque pièce périanthaire, trois faisceaux situés côte à côte quittent simultanément la stèle (parfois il s'agit d'un seul faisceau, qui presque aussitôt se fissure radialement en trois parties ; il y a quelques variations dans les pièces d'une même fleur) puis les deux faisceaux externes se bifurquent (fig. 68). Il y a de la sorte à la base de chaque pièce cinq faisceaux principaux, comme dans la partie moyenne du pétiole. Les rapports de la pièce périanthaire avec le cylindre central du réceptacle sont donc absolument comparables à ceux de la feuille avec la tige. Les départs des différentes pièces ont lieu à des niveaux différents ; ainsi les insertions vraies sont en ordre hélicoïdal, comme les insertions apparentes visibles dans la morphologie externe.

Les faisceaux floraux comprennent surtout des vaisseaux annelés et spiralés.

Les étamines ont une trace unifasciculée, et en cela diffèrent complètement des étamines des Magnoliacées dans lesquelles il se trouve toujours (sauf dans une partie du genre *Michelia*) trois faisceaux. Vers le sommet du filet le faisceau se divise plusieurs fois suivant un mode grossièrement dichotomique, dans la masse parenchymateuse que forme le connectif très élargi en écusson (fig. 69).

PHOT. 11.

PHOT. 12.

PHOT. 11. — Coupe transversale d'une tige de *Schizandra Henryi* (× 30), légèrement au-dessus d'un verticille. L'arc pétiolaire commence à se séparer de la stèle. Pour l'interprétation détaillée, se reporter à la figure 65.

PHOT. 12. — Coupe frontale d'un carpelle de *Schizandra sphaerandra* au moment de l'anthèse (× 65). Détail de la coupe représentée sur la fig. 79.

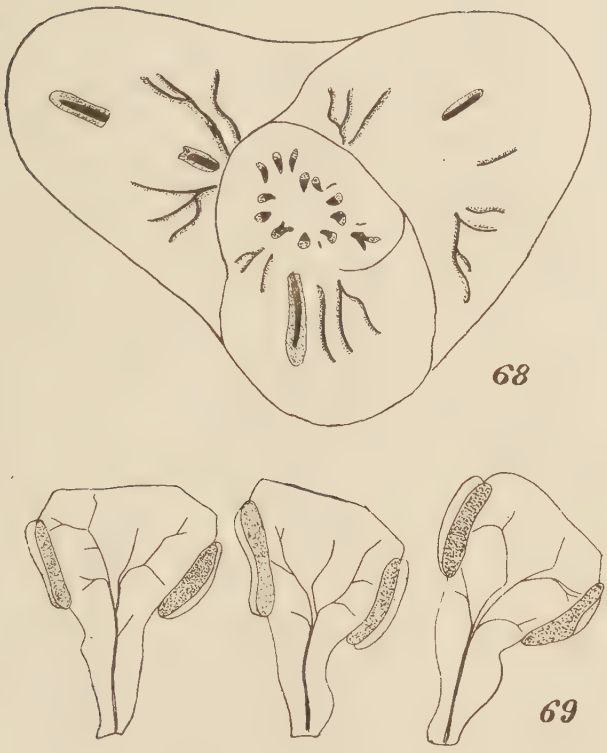


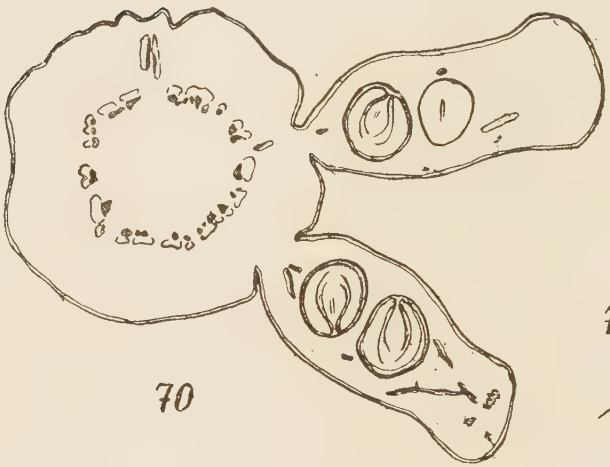
Fig. 68 et 69. — *Schizandra Henryi.*

68, coupe transversale de la base d'une fleur mâle, montrant la vascularisation du périanthe (× 14).
69, étamines à faisceaux dichotomes (× 9).

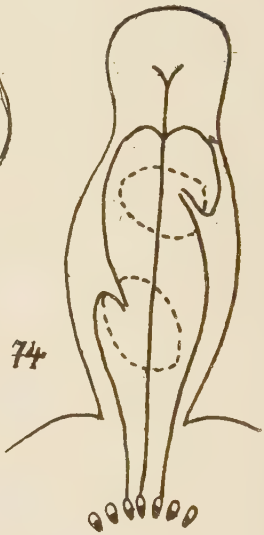
C. — *Anatomie de la fleur* ♀ (*Schizandra sphenanthera*)

Le pédoncule et le périanthe (7 ou 8 pièces) sont identiques à ceux de *S. Henryi.* Les carpelles, groupés en tête, sont étirés dans le sens radial et s'insèrent par une base rétrécie sur le réceptacle. Les deux ovules sont contenus dans la moitié axiale du carpelle, dont la portion distale est au contraire constituée par une masse parenchymateuse qui est peut-être l'équivalent d'un style. Quant au stigmate, il affecte la forme d'une crête papilleuse qui longe le bord supérieur du carpelle (phot. 12, pl. V).

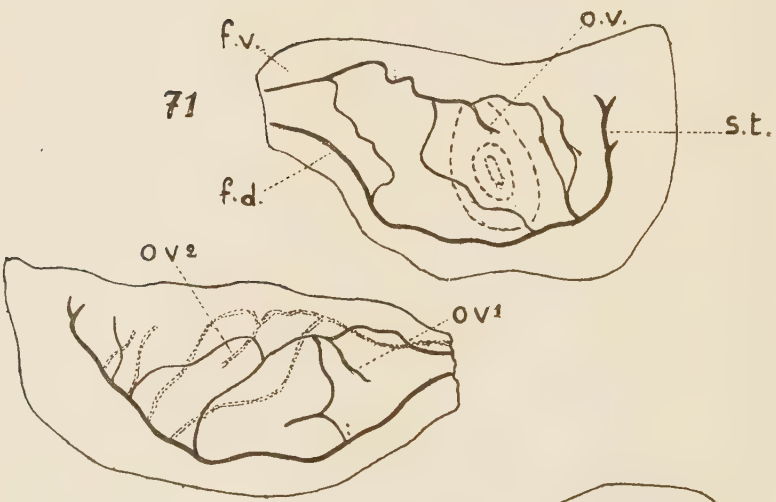
L'axe de la fleur ne présente, par rapport au pédoncule, aucune différenciation histologique particulière. Il fournit à chaque carpelle trois faisceaux dont le médian suit le bord inférieur (morphologiquement dorsal) du carpelle, les deux autres cheminant à sa partie supérieure, à quelque distance l'un de l'autre. Le faisceau médian émet



70



74



71

72

73

le long de son trajet trois ou quatre paires de veinules qui remontent dans les parois et rejoignent les faisceaux latéraux avec lesquels elles s'anastomosent, de chaque côté, en une sorte de plexus d'où se détache un faisceau ovulaire. L'ensemble du système présente l'apparence d'une corbeille ajourée contenant les ovules (fig. 70 à 74).

Les faisceaux, surtout les plus grêles, affectent l'allure de lignes brisées, étant composés surtout d'éléments vasculaires courts irrégulièrement juxtaposés.

Nous noterons deux particularités :

1° Les ovules sont desservis par des faisceaux d'origine mixte, provenant à la fois des nervures marginales et des ramifications de la nervure médiane, structure déjà rencontrée dans le genre *Magnolia* et dont l'interprétation possible sera examinée plus loin;

2° Les deux ovules sont inclus chacun dans une cavité subsphérique du parenchyme carpellaire et séparés l'un de l'autre par plusieurs assises de ce parenchyme, comme on l'observe dans les baies de diverses Anonacées ou les fruits de Radis ou d'Hippocrepis. Nous pouvons presque parler d'une cavité carpellaire virtuelle, et cela, dès le stade floral (photographie 12, pl. IV).

Telle est la fleur ♀ au moment de l'anthèse. Examinons maintenant, d'une part son ontogénie, d'autre part sa transformation post-florale.

Dans un jeune bouton de 2 mm de diamètre (un mois environ avant la floraison), les ébauches carpellaires, où les ovules sont à peine indiqués, ne contiennent encore aucun élément vasculaire ; par contre l'axe floral montre une stèle déjà bien différenciée. Dans un bouton de 4 mm (les carpelles ont alors 1/3 de la taille qu'ils atteignent au moment de la floraison) la nervure dorsale est indiquée, tout au moins dans sa moitié adaxiale ; les deux autres nervures ne sont pas encore visibles.

Ainsi le dispositif vasculaire du réceptacle est déjà bien différencié

Fig. 70 à 74. — *Schizandra sphenanthera*, fleur femelle.

70, coupe transversale d'un pistil (× 20). Deux carpelles seulement ont été représentés.

71 à 73, carpelles éclaircis par séjour dans la potasse diluée, vus de profil et montrant les faisceaux par transparence (× 30). (En 71, on a représenté seulement la moitié tournée vers l'observateur et en 72 l'ensemble de la vascularisation sauf les ovules ; en 73, la représentation est complète). *f. d.*, faisceau dorsal (médian) ; *st.*, sa portion stylaire ; *f. v.*, faisceaux ventraux (marginaux) ; *o. v.*, faisceaux ovulaires.

74, coupe frontale schématique d'un carpelle (les veinules ont été supprimées pour simplifier).

à une époque où celui du carpelle est encore inexistant ou rudimentaire. Ce fait est conforme aux observations faites par Grégoire chez diverses plantes ; cet auteur a voulu y voir une différence fondamentale entre l'axe floral d'une part et la tige d'autre part, dans laquelle la différenciation vasculaire a son point de depart dans les ébauches foliaires. Signalons simplement le fait chez *Schizandra*, sans chercher pour le moment à en tirer une conclusion.

Je n'ai pas pu examiner le fruit de *Schizandra sphenanthera* : sous nos climats les fleurs tombent très tôt, au moment où l'axe floral commence à peine à s'allonger et les carpelles à grossir. A ce stade on ne rencontre aucune différence histologique par rapport à la fleur. Dans des baies de *S. grandiflora* (échantillon d'herbier) la paroi du carpelle est entièrement cellulosique ; chacune des deux graines est entourée par contre d'un épais tégument de 3 à 4 assises lignifiées dont l'externe est formée de cellules hautes et prismatiques.

CHAPITRE V

ANONACÉES

Les Anonacées constituent, avec un millier d'espèces, le groupe numériquement le plus important de ceux qui sont étudiés ici. C'est en même temps une famille très homogène, où la distinction des genres et même des tribus ne repose que sur des caractères de morphologie florale d'importance secondaire, comme la préfloraison de la corolle. Leur répartition géographique recouvre toute la zone inter-tropicale, quelques espèces d'Amérique du Nord et d'Australie mises à part.

Les Anonacées se distinguent des Magnoliacées par leur albumen ruminé ; par tous les autres caractères, les deux familles sont étroitement affines. C'est ainsi que la fleur des Anonacées contient des étamines en nombre indéfini et des carpelles généralement nombreux et séparés (avec syncarpie dans quelques genres). Le liber est presque toujours stratifié ; la moelle est traversée par des diaphragmes sclérifiés. A la différence des Magnoliacées, les vaisseaux ont une perforation simple et non scalariforme ; les fibres du bois sont du type libriforme au lieu d'être des fibres-trachéides. Les feuilles ont un mésophylle bifacial, et contiennent des cellules secrétrices, surtout des cellules à cristaux, abondantes dans l'épiderme. Le parcours des faisceaux est mal connu et n'a été examiné que dans l'appareil végétatif de quelques espèces (Worsdell 1908) et dans la fleur d'*Asimina triloba* (Smith 1928). Seuls le pétiole et la feuille ont été étudiés dans l'ensemble (Mme Jovet, 1942).

Mes observations ont porté sur les divers organes d'*Anona* et d'*Asimina* examinés à l'état frais (ce sont les seuls types couramment cultivés et fleurissant dans nos pays) et surtout sur du matériel d'herbier pour les autres genres. (Voir la liste des espèces étudiées, p. 34).

A. — *Appareil végétatif*

L'histologie est connue avec une bonne approximation, par les monographies de Beyer, Moll et Janssonius, Borodin, et de nom-

breuses observations dispersées. (Voir Solereder, 1899, p. 39-45 et 1908, p. 7-9). Toutefois la tige a été beaucoup moins étudiée que la feuille et si sa structure est assez homogène dans la famille, il s'en faut cependant que le degré de généralité des divers caractères soit exactement connu. Voici quelques indications sur les 21 espèces étudiées ici.

Chez toutes, le bois secondaire de la tige forme comme chez les Magnoliacées un anneau continu, où l'individualité des faisceaux n'est reconnaissable qu'à la présence de rayons médullaires bi- ou trisériés. Le liber est stratifié par des fibres, disposées en couches parallèles de 2 à 3 assises d'épaisseur, même dans les tiges de faible diamètre ; ces fibres manquent toutefois dans *Uvaria uncata* (tige de 3 mm. d'épaisseur), mais se trouvent dans les autres *Uvaria*. Les bandes fibreuses sont très régulières et se correspondent d'un faisceau à l'autre ; elles témoignent d'un mode de fonctionnement régulier du cambium, alors que chez les Magnoliacées les fibres forment souvent, nous l'avons vu, un réseau irrégulier à l'intérieur du liber. Les calottes périlibériennes sont bien développées. Les faisceaux du liber ont en coupe transversale une forme de trapèze, à grande base posée sur le cambium, (comme chez les Malvacées par exemple) et qui est due au fait que ces faisceaux en grande partie sclérosés ne s'élargissent pas au cours de l'accroissement en diamètre de la tige alors que le parenchyme des rayons suit cet accroissement.

La sclérification médullaire, en dehors des diaphragmes, est en général faible et réduite à une mince bande bordant le bois primaire et dont la présence n'est d'ailleurs pas constante ; la lignification de la moelle n'était totale que dans les échantillons d'*Asimina triloba*, *Polyalthia evecta* et *Anona cherimolia*.

L'écorce est entièrement parenchymateuse, sans hypoderme ; la sclérification est faible ou nulle, et représentée par des cellules isolées ou de petits amas (*Asimina*, *Polyalthia*). Je n'ai pas observé d'anneau scléreux continu doublant les fibres périlibériennes comme chez les Magnoliacées, sauf chez *Anoxagorea acuminata* où il est d'ailleurs séparé des fibres par quelques assises de parenchyme. Les poches sécrétrices sont rares (*Monodora*). Dans les pétioles, par contre, la sclérification est bien développée. Elle était nette déjà dans de jeunes pétioles de *Polyalthia suberosa* où les fibres intra- et périlibériennes étaient encore collenchymateuses.

D'une manière générale, si les caractères histologiques de la tige sont assez uniformes à travers les divers types d'Anonacées, leur variation à l'intérieur des genres est cependant du même ordre de grandeur que celle qui s'observe à l'intérieur de l'ensemble de la famille, de sorte que leur valeur systématique est faible.

La disposition des faisceaux dans le pétiole est très variable. Typiquement, ils forment un arc concave vers le haut : mais ils constituent souvent un anneau fermé, et il peut en outre y avoir d'autres faisceaux, à l'intérieur ou à l'extérieur de cet anneau ; l'ensemble forme parfois un dessin compliqué caractéristique de l'espèce (*Cananga odorata* par exemple). Mais à la base du pétiole, le système se réduit toujours à trois faisceaux, et le raccord de la feuille à la tige est très uniforme dans toute la famille.

Chez *Anona cherimolia* par exemple (fig. 75 à 79), deux faisceaux 1, 1′ (fig. 75) émergent de la stèle, à quelque distance au-dessous de l'insertion du pétiole, et se disposent dans l'écorce de la tige où ils prennent une forme concentrique. Entre ces deux faisceaux latéraux apparaît généralement, à un niveau un peu supérieur, un faisceau médian A qui se divise en trois, *a*, *b* et *b*′, peu après son émission. La base du pétiole contient ainsi cinq faisceaux disposés en un arc concave vers le haut ; puis les faisceaux *b* et 1 d'une part, *b*′ et 1′ d'autre part, se soudent entre eux et le pétiole ne contient plus, dans ses régions moyenne et supérieure, que trois faisceaux, qui se divisent à nouveau dans la nervure centrale.

Cette disposition se retrouve dans les autres espèces d'*Anona* étudiées (*A. muricata* (fig. 80), *A. reticulata*, *A. senegalensis*). Worsdell avait déjà décrit une disposition analogue chez *Polyalthia suberosa* et *Artabotrys odoratissima*. Cependant Sinnot a cité par la suite (1914) le nœud des Anonacées comme unilacunaire ; cette indication est inexacte : le nœud est trilacunaire dans les vingt espèces étudiées ici, et comme elles appartiennent à des genres les plus divers il est probable qu'il en est ainsi dans l'ensemble de la famille.

Cette structure nodale est d'autre part indépendante de la taille et de la forme de la feuille, indépendante aussi, comme il a été dit plus haut, de la structure du pétiole. Elle est, par exemple, identique chez *Anaxagorea acuminata* où le pétiole contient un arc de cinq faisceaux, et chez *Anaxagorea luzonensis*, où il contient un cercle complet de faisceaux et en outre plusieurs arcs médullaires (fig. 81 et 82). Elle est identique également chez *Uvaria uncata*, à pétiole normal, et chez *Uvaria micrantha*, où le pétiole est compliqué et contient en particulier des faisceaux corticaux. Dans cette dernière espèce, le faisceau nodal médian fournit la partie médiane des arcs dorsal et ventral de l'anneau vasculaire du pétiole, le reste de cet anneau étant formé par les faisceaux nodaux latéraux : l'ensemble de cette disposition rappelle les Magnoliacées et en particulier certains Michelia (fig. 82 *bis*).

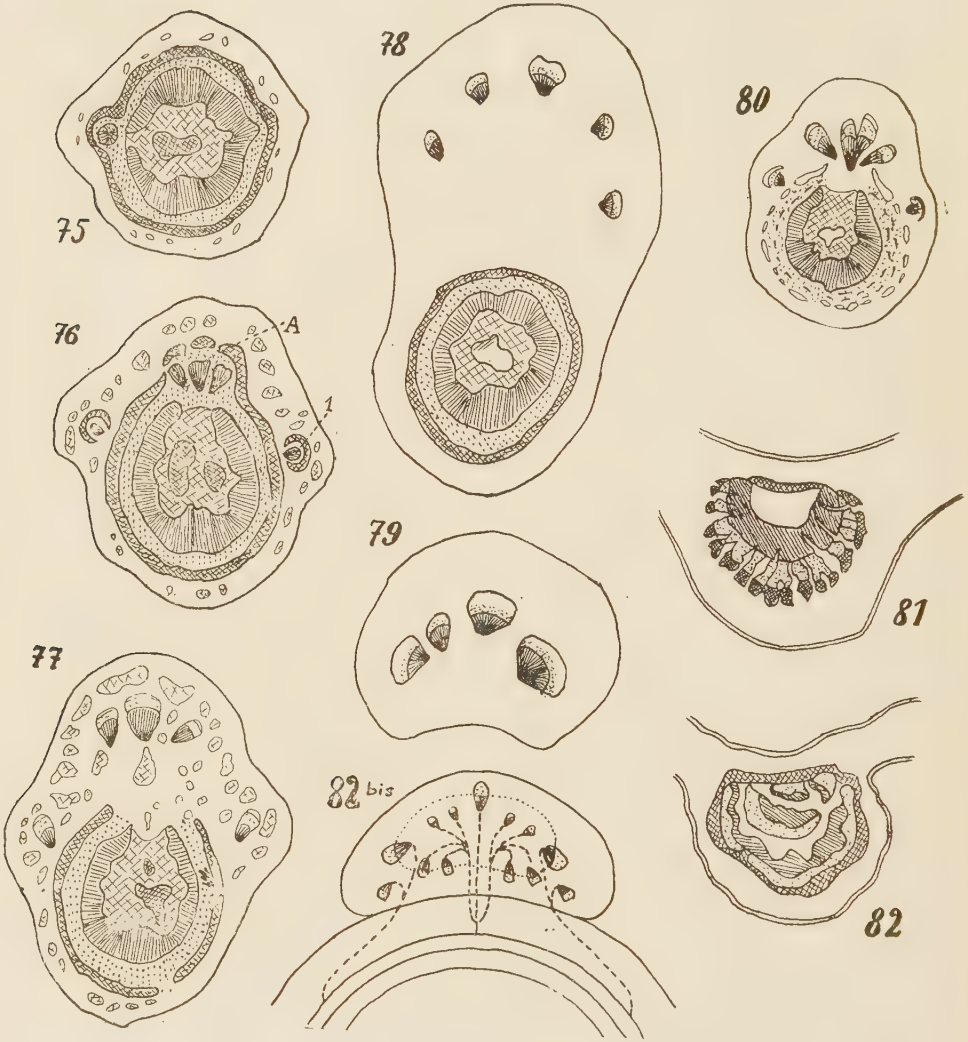


FIG. 75 à 82 *bis*. — Tiges et pétioles d'Anonacées (explications dans le texte).

75 à 78, coupes successives, de bas en haut, dans un nœud foliaire d'*Anona cherimolia* (× 15).

79, pétiole de la même espèce dans sa région moyenne (la face supérieure est tournée vers le bas).

80, nœud de l'*Anona muricata* (× 15).

81 et 82, nervure médiane du limbe d'*Anaxagorea axuminata* et d'*A. luzonensis* (d'après Mme JOVET). En 81, un seul arc, dorsal, de faisceaux ; en 82, arcs ventraux et médullaires. La structure nodale de ces deux espèces est identique.

82 *bis*, schéma de la structure nodale d'*Uvaria micrantha*.

B. — *Point végétatif*

Chez *Asima triloba* comme chez *Anona cherimolia* il présente la même forme conique, avec une tunica de quatre à cinq assises, peu distincte du corpus dans la partie centrale du cône. Le corpus présente comme chez les Magnoliacées une évolution histologique extrêmement rapide, car il contient les premières cellules sécrétrices à peu de distance du sommet ; par contre les éléments sclé-reux ne sont pas encore formés plusieurs millimètres plus bas. Les feuilles sont alternes, distiques, et par suite de l'allongement pré-

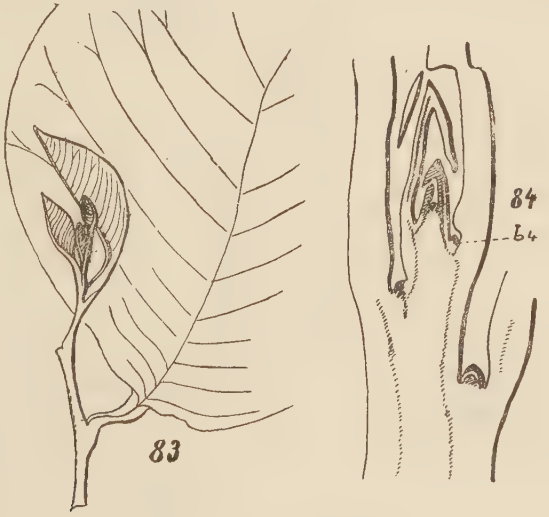


Fig. 83 et 84. — *Anona cherimolia.*

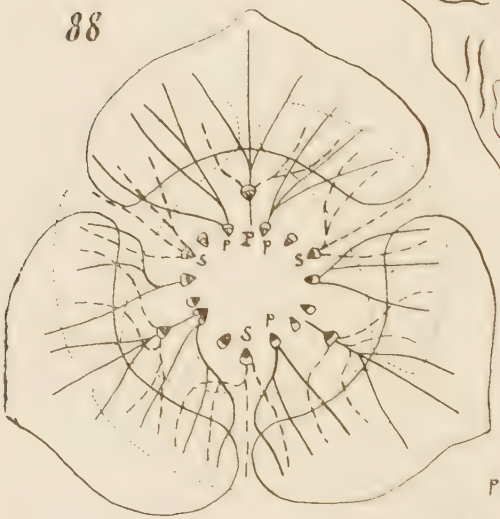
83, extrémité d'un jeune rameau (× 3/4).
84, coupe longitudinale du point végétatif ; *b*4, premier bourgeon axillaire différencié, à l'aisselle de la quatrième feuille.

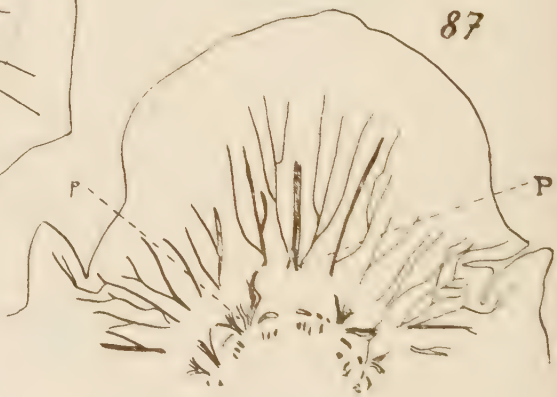
coce des entrenœuds elles se trouvent éloignées l'une de l'autre même dans le bourgeon ; de sorte que le cône végétatif est bordé par une seule feuille à la fois, et comme elle naît latéralement sur le cône, celui-ci se trouve rejeté alternativement à droite et à gauche et le rameau résultant présente de la sorte, à l'état jeune, une forme en zig-zag (fig. 83 et 84).

La différenciation procambiale est simultanée pour les trois faisceaux d'une même feuille, et très précoce puisqu'ils sont reconnaissables dans l'ébauche avant même que le primordium de la feuille suivante n'ait commencé à se former. L'apparition des premiers vaisseaux ligneux a lieu dans la région nodale de la seconde feuille.

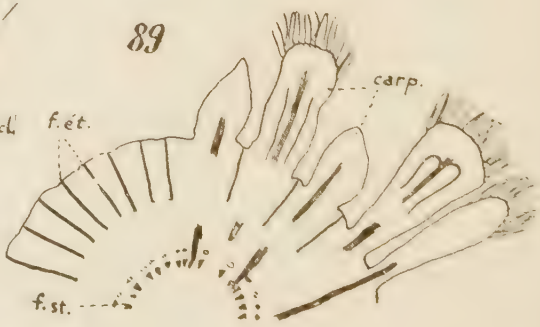
85
S
P

86


88
S
P
P
P
S
S
P
S


87
P
P

90
scl.
f.st.


89
carp.
f.ét.
f.st.

Le bourgeon axillaire est déjà représenté à l'aisselle de la troisième feuille par un petit massif méristématique non encore saillant, à l'aisselle de la quatrième par un cône indifférencié et à l'aisselle de la cinquième par un point végétatif comportant tunica et corpus et ayant déjà produit la première feuille du rameau latéral. Dès leur origine, ces bourgeons sont en rapport avec la stèle par un cordon procambial, déjà très net dans le bourgeon de la quatrième feuille.

C. — *Fleur*

Outre quelque observations sur le pédoncule floral, dues à Pitard (1899), les seules données sur l'anatomie interne se réduisent à la description, complète il est vrai, de la fleur *d'Asimina triloba* par Smith (1928).

Dans cette espèce, la fleur comporte un calice trimère, une corolle de six pétales, des étamines en nombre indéfini et un nombre plus faible (généralement six) de carpelles multiovulés. Le pédoncule contient un cercle de faisceaux distincts; à la base du réceptacle six de ces faisceaux sortent du cercle, en position épipétale, se ramifient et s'anastomosent pour former trois arcs dans l'écorce. Ces trois arcs se divisent ensuite en multiples branches (qui passent dans les sépales), à l'exception de leurs extrémités qui restent dans l'écorce pour former six faisceaux alternant avec les pétales dont ils constituent les traces latérales, tandis que les traces pétalaires médianes proviennent de la stèle. Chaque étamine reçoit un faisceau unique, mais tantôt ce faisceau provient de la stèle, tantôt de ramifications des faisceaux pétalaires, et parfois une même trace se subdivise et dessert plusieurs étamines. Enfin la stèle se divise plus haut en groupes de trois faisceaux et chaque groupe pénètre dans un carpelle.

Smith voit dans la coalescence d'une partie des faisceaux périanthaires et staminaux en un réseau indépendant de la stèle une tendance à la formation d'un appareil cortical, sans équivalent dans

---

Fig. 85 à 90. — Anatomie interne de la fleur d'*Anona cherimolia* : coupes transversales (× 18)

85, sommet du pédoncule ; S et P, faisceaux sépalaires et pétalaires médians.

86, base du réceptacle : insertion des sépales.

87, vascularisation d'un pétale.

88, schéma de l'ensemble de la vascularisation du périanthe (très simplifié). Partie sépalaire en pointillés, pétalaire en trait plein.

89, coupe passant à la limite entre androcée et gynécée. *f. ét.*, faisceaux staminaux (les étamines sont tombées) ; *carp.*, carpelles.

90, coupe d'une portion de gynécée montrant les faisceaux carpellaires et leur ramification autour de la cavité du carpelle. *Scl.*, amas scléreux.

la fleur des autres groupes (sauf les Calycanthacées) et rarement observé dans les appareils végétatifs. Il insiste à plusieurs reprises, dans sa description de l' *Asimina*, sur l'intérêt que présenterait l'étude de la fleur d'autres Anonacées ; mais il considère cette famille comme « *a closed serie* » et ne fait aucun rapprochement avec les Magnoliacées qu'il n'a pas étudiées.

Faute de matériel, j'ai dû limiter mon étude aux genres *Anona* et *Xylopia*. L'appareil cortical existe, au moins chez *Anona*, avec un développement comparable (un peu plus net même) à celui qu'il présente chez *Asimina*. Mais surtout un tel appareil existe, comme nous l'avons vu plus haut, très bien développé chez toutes les Magnoliacées, où il s'étend à l'ensemble de la fleur, du pédoncule au sommet du pistil. Le cas *d'Asimina* n'est donc pas isolé ; mais pour des raisons phylogénétiques qui seront discutées plus loin, le réseau cortical des Anonacées me paraît représenter plutôt le *reste* d'une structure en voie de réduction qu'une *tendance* à la formation d'un appareil nouveau.

Chez *Anona cherimolia* (fig. 85 à 90), la fleur comprend trois sépales, trois pétales seulement (charnus et de grande taille), et un nombre indéfini d'étamines et de carpelles uniovulés. Le pédoncule comporte un cercle d'une trentaine de faisceaux de petite taille et isolés ; à la base du réceptacle, cette stèle prend une forme triangulaire et à chacun de ses sommets, qui sont superposés aux pétales, un faisceau P passe dans l'écorce. Dans les trois directions intermédiaires, c'est-à-dire superposées aux sépales, se trouve un faisceau S légèrement saillant, qui plus haut se divise en trois ou quatre branches constituant les faisceaux de la région médiane du sépale correspondant. Les traces sépalaires latérales proviennent de ramifications des faisceaux P. Après l'émission de ces dernières, chaque faisceau P se divise au niveau de l'insertion des pétales en trois branches (ramifiées à leur tour) et desservant la partie centrale des pétales ; de part et d'autre des points d'émergence des trois faisceaux P, des faisceaux *p* (six en tout) quittent la stèle, se ramifient et constituent les traces latérales des pétales, plus ou moins anastomosées dans la région mitoyenne de deux pétales.

Les faisceaux *s* et *p* sont souvent remplacés par des groupes de trois à quatre faisceaux émergeant d'un même point; ou, si l'on préfère, ils se divisent dès leur émergence. Les ramifications de tous ces faisceaux périanthaires sont d'ailleurs abondantes et quelque peu irrégulières (Smith signale aussi de telles fluctuations chez *Asimina*) : la fig. 87, qui représente la vascularisation d'un pétale, en donne une idée. Sur le diagramme de la fig. 88, où la partie pétalaire est représentée en traits pleins et la partie sépalaire en pointillé, les branches principales ont été seules représentées; l'ensemble est déjà fort complexe. Sur des fleurs desséchées en herbier, une telle étude devient prati-

quement impossible, et c'est la raison pour laquelle j'ai dû pour l'instant la limiter aux deux genres *Asimina* et *Anona* qui seuls fleurissent en Europe.

Au-dessus des pétales, les faisceaux P et p laissent subsister dans le réceptacle des ramifications qui forment un cercle cortical autour de la stèle ; de ce cercle se détachent radialement des faisceaux horizontaux dont chacun se rend dans une étamine. Enfin, au-dessus de l'androcée, la stèle existe seule et il en part de la même façon des faisceaux horizontaux dont chacun se rend dans un carpelle dont il constitue la nervure médiane. Au point où elle se redresse en montant dans la paroi abaxiale du carpelle, cette nervure émet des branches récurrentes qui reviennent vers l'axe, à l'intérieur des parois latérales, un peu comme chez les *Schizandra*.

Je n'ai pu étudier que des boutons et des fleurs. La fructification ne se produit pas sous nos climats : peu après leur épanouissement, les fleurs se détachent par rupture de leur pédoncule près de sa base qui présente une sorte d'articulation. Au moment de l'épanouissement, les ovules sont bien développés, mais leurs connections vasculaires ne sont pas encore indiquées.

Chez *Anona squamosa*, la structure de la fleur est identique à celle de l'espèce précédente.

On sait qu'il existe, chez les Anonacées, deux types de fruit. Dans quelques cas, notamment chez les Anones, les carpelles groupés en une tête globuleuse sont soudés à maturité en un fruit charnu com-

Fig. 91 à 93. — *Xylopia æthiopica*

91, coupe longitudinale de la fleur.
92, coupe (× 2/3) (d'après Baillon).
93, coupe transversale d'un pédicelle de carpelle, au stade fructifié (× 10).

plet. Dans la très grande majorité des espèces par contre, les carpelles restent distincts et donnent chacun une baie polysperme, souvent divisée par des étranglements séparant les graines successives

et portée par un pédicelle qui s'allonge beaucoup. Chez *Xylopia* par exemple, (fig. 91 à 93) ce pédicelle est subcylindrique et présente dans sa structure une symétrie bilatérale, à la manière d'un pétiole : il contient un anneau de faisceaux entourés chacun d'une calotte de fibres (qui se trouvent non seulement autour du liber, mais aussi à la pointe des faisceaux du bois) ; ils sont noyés (au stade fructifère) dans un parenchyme sclérifié. L'ensemble rappelle un pétiole de Magnoliacée. Sur l'une des génératrices du pédicelle, une invagination de l'épiderme, correspondant à un sillon visible extérieurement, évoque la formation de l'organe par enroulement d'une lame (feuille carpellaire ? (fig. 93).

Le réceptacle de la fleur n'est pas entièrement convexe comme chez *Anona*, mais déprimé au sommet (fig. 91) et les carpelles sont insérés sur une partie tabulaire, sinon légèrement concave, dans la profondeur de laquelle la stèle se transforme en un réseau horizontal. De chaque maille de ce réseau s'élève verticalement un groupe de faisceaux (typiquement cinq ou sept), chaque groupe correspondant à un pédicelle, donc à un carpelle. Chez *Uvaria Chamae*, la structure du fruit est analogue.

D. — *Plantule*

Thomas (1914) a indiqué que chez *Anona* les cotylédons ne possèdent qu'un « double faisceau » à l'exclusion de traces latérales, et que la racine est diarche.

J'ai étudié des plantules d'*Anona muricata* relativement âgées, mesurant une quinzaine de centimètres ; les cotylédons étaient déjà tombés, mais aucune feuille n'était encore épanouie ; l'axe hypocotylé est fortement renflé à sa base. Le faisceau de chaque cotylédon se divise en deux en pénétrant dans l'axe; il y a ainsi de part et d'autre du plan cotylédonaire deux groupes de deux faisceaux ; mais par le jeu précoce du cambium, chaque groupe est très vite remplacé par un arc libéro-ligneux comportant une masse de métaxylème trilobée. Cette structure est constante tout le long de l'axe hypocotylé et de la racine ; dans cette dernière on observe en outre, entre les deux arcs, c'est-à-dire dans le plan de symétrie des cotylédons, les deux faisceaux ligneux primaires.

La structure de la gemmule est identique à celle d'un bourgeon de la plante adulte. Les feuilles primordiales naissent comme des feuilles normales et présentent d'emblée leurs trois faisceaux nodaux ; le point végétatif est conique.

CHAPITRE VI

DILLÉNIACÉES

Les Dilléniacées comprennent 11 genres et 300 espèces environ habitant surtout l'Asie des Moussons, l'Australie et l'Amérique tropicale.

Ce sont des plantes de port variable (arbres, arbustes, lianes, parfois herbes vivaces), à feuilles alternes, coriaces et généralement entières. Les fleurs comportent un calice de type 5, persistant et souvent accrescent après la floraison, 5 pétales caducs très tôt, des étamines nombreuses (rarement moins de 10) parfois soudées par leurs bases, et des carpelles en nombre variable, séparés ou partiellement soudés, pluri- ou uniovulés. Le bois contient des vaisseaux à perforations scalariformes, disposés irrégulièrement, des rayons de largeur très variable, des fibres aréolées et un parenchyme ligneux peu abondant. Cellules sécrétrices à tanin ou à raphides d'oxalate de calcium dans l'écorce et la moelle. Le mésophylle est généralement bifacial ; 1 à 4 assises de parenchyme palissadique ; la feuille présente des adaptations xérophytiques (type éricoïde fréquent) chez les Hibbertiées.

La famille comprend (d'après Gilg et Werdermann, *Pflantzenfam.* 2e éd. 1926) quatre tribus et onze genres.

I. Dilléniées : arbres et arbustes macrophylles : fleurs généralement grandes, isolées ou réunies en grappes, à pièces nombreuses ; carpelles partiellement soudés dans les deux genres principaux *Wormia* et *Dillenia* ; 60 espèces, en Extrême-Orient ; 4 genres : *Dillenia*, *Wormia*, *Schumacheria*, *Didesmandra*.

II. Hibbertiées : arbrisseaux généralement à petites feuilles ; fleurs moyennes ou petites, groupées en cymes ; 120 espèces, en Australie et dans les îles voisines, 2 genres : *Hibbertia* (incl. *Candollea*, *Adrastea*, *Pleurandra*), *Pachynema*.

III. Acrotrémées : Herbes à rosettes de feuilles radicales ; 12 espèces, dans l'Inde. Genre unique : *Acrotrema*

IV. Tétracérées : Arbustes ou lianes à feuilles moyennes ; fleurs en cymes, dont les étamines ont un connectif dilaté en tête ; 90 espèces, surtout en Amérique tropicale, 4 genres : *Curatella*, *Davilla*, *Doliocarpus*, *Tetracera*.

Les Dilléniacées sont très rarement cultivées en Europe. Le matériel frais utilisé pour cette étude se réduit à des rameaux sans fleurs et des plantules de *Dillenia indica*, et à des échantillons de trois *Hibbertia* reçus d'Australie. Les autres représentants de la famille ont été étudiés grâce à des échantillons de l'Herbier du Muséum, matériel qui s'est montré très fragile. Cependant, 7 genres sur 11 ont pu être étudiés.

A. — *Anatomie de l'appareil végétatif*

L'histologie est connue surtout par les travaux de Steppuhn (1895) et de Hitzemann (1886). Elle diffère assez sensiblement d'une espèce à l'autre, même à l'intérieur des genres.

La tige contient un anneau libéro-ligneux continu à bois généralement épais dans lequel les zones d'accroissement sont peu marquées ; les vaisseaux sont de faible calibre et non groupés. Le liber n'est pas stratifié. A sa périphérie se trouve une couche fibreuse, généralement peu épaisse : d'après Hitzemann, elle est continue chez diverses espèces de *Dillenia*, *Wormia*, *Hibbertia*, *Doliocarpus* et *Tetracera*, formée de fibres isolées chez d'autres *Hibbertia* et parfois absentes (quelques *Tetracera*) ; parmi les espèces que j'ai étudiées, j'ai observé un anneau continu chez les Dilléniées, et discontinu (amas en fibres isolées) chez les Hibbertiées et les Tétracérées.

L'assise génératrice subéreuse se trouvait dans l'écorce externe chez toutes les Dilléniées étudiées ; dans les autres tribus au contraire elle se forme plus profondément : soit dans l'écorce interne (*Hibbertia salicifolia*, *Curatella americana*), soit dans les couches périphériques du liber, en dedans des fibres (*Hibbertia cuneiformis*, divers *Davilla* et *Tetracera*) ; de sorte que dans ces deux derniers cas les tiges âgées subissent une desquamation qui élimine tous les tissus extérieurs au liber et rend difficile l'étude du matériel d'herbier devenu de ce fait très friable.

L'appareil sécréteur est abondant dans toutes les espèces. Par contre j'ai observé de grandes différences dans le degré de sclérification : elle n'est jamais très développée dans l'écorce (sauf dans quelques *Dillenia* : *D. pilosa*), tout au moins dans les jeunes tiges ; par contre la moelle se sclérifie très tôt, sauf parfois dans sa partie centrale. A la périphérie de la moëlle, contre les faisceaux ligneux primaires, se trouvent généralement de très grosses lacunes, visibles à l'œil nu sur une coupe.

La feuille est engainante à la base, sauf chez les types microphylles (*Pachynema*, une partie des *Hibbertia*). Chez les Dilléniées le pétiole possède des expansions stipuliformes, qui chez certains *Wormia*

font même le tour de la tige, recouvrent le bourgeon lorsque la feuille est jeune, et laissent après la chute de cette dernière une cicatrice circulaire comme chez les Magnoliacées. A la différence de ces dernières, ces stipules sont peu vascularisées : en particulier il n'y a pas de faisceau stipulaire impair au niveau du nœud.

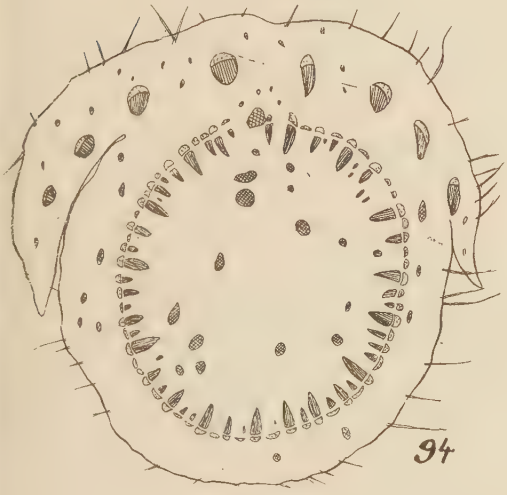


Fig. 94. — Coupe transversale dans le nœud foliaire de *Dillenia indica*, avec la gaine foliaire (× 9).

Fig. 95. — Id., *Dillenia pilosa* (échantillon d'herbier dont les poils sont tombés).
En quadrillé les sclérenchymes ; en hachures le bois, en pointillé le liber, entre eux le cambium. A la partie supérieure de la figure, liège de chute de la feuille. A la périphérie de la moelle, déchirures dues à la dessiccation en herbier (× 12).

La structure nodale est très variable, sauf chez les Hibbertiées où elle est constamment trilacunaire quelles que soient la taille, la forme et la structure de la feuille ; il en est du moins ainsi dans les 8 espèces suivantes, appartenant à 3 sous-genres différents et comprenant des types à grande feuille (*H. scandens*) et des types franchement éricoïdes (*H. stricta*) :

H. salicifolia
H. (Cyclandra) saligna
H. (—) virgata
H. (—) obtusifolia (= H. linearis)
Hibbertia scandens. (= H. volubilis)
H. (Candollea) cuneiformis
H. (—) latifolia
H. (Pleurandra) stricta

Dans les Dilléniées le nombre de traces est plus élevé : (fig. 94 et 95).

Dillenia indica	9	Dillenia retusa = (Wormia retusa).	7
D. pilosa	13	W. luzonensis	11
D. Hookeri	13	Schumacheria angustifolia	7
D. aurea	17	Sch. alnifolia	15

Enfin, dans les Tétracérées (1), le nœud est trilacunaire dans le genre *Tetracera* (*T. silvestris*, *T. sarmentosa*) ; il est pentalacunaire chez *Curatella americana*, *Davilla alata* et *D. elliptica*.

Je n'ai pu étudier les genres *Didesmandra*, *Pachynema*, *Doliocarpus* et *Acrotrema*.

Le pétiole comporte à la base un arc de faisceaux en nombre égal à celui du nœud ; mais plus haut sa structure se complique rapide-

Fig. 97 à 99. — Pétioles des Dilléniacées.

97, *Dillenia indica* (× 8) : initiale (*a*) et région moyenne (*b* et *c*) ; 98, *Wormia oblonga* (× 12) ; 99, *Hibbertia scandens* (× 8).

ment. Chez *Dillenia indica* les bords des faisceaux (sauf ceux du médian) se recourbent en crosse et forment des arcs à orientation inverse ou des faisceaux concentriques (fig. 97) ; dans sa partie

(1) Dans cette tribu le bois possède, à côté des éléments scalariformes, des vaisseaux à perforation simple, surtout chez *Tetracera* ; dans ce dernier genre les fleurs sont en outre fréquemment polygames.

moyenne le pétiole comprend ainsi au centre un anneau aplati, à arc supérieur incomplet, et de chaque côté plusieurs faisceaux concentriques. La structure est souvent beaucoup plus compliquée : il y a chez *Wormia oblonga*, à l'intérieur de l'anneau vasculaire, plusieurs bandes de faisceaux diversement orientées (fig. 98) et chez *W. luzonensis* l'anneau est très irrégulièrement lobé. Chez *Hibbertia scandens* la disposition est au contraire plus simple, mais rappelle celle de *Dillenia* : un arc dorsal de trois faisceaux et, en face du médian, un arc ventral plus étroit à orientation inverse (fig. 99).

B. — *Point végétatif et plantule*

Le point végétatif de *Dillenia indica* est de grandes dimensions : la région nue, au delà des derniers primordiums, dépasse 1 mm. de diamètre : elle est très peu bombée. La tunica est épaisse de 5 à 6 assises. Le corpus présente une disposition sériée extrêmement nette et subit comme chez les Magnoliacées une différenciation histologique rapide ; il contient, comme l'écorce, de très nombreuses cellules sécrétrices.

Aucune sclérification n'est visible jusqu'à plusieurs millimètres du point végétatif.

La germination est épigée et l'axe hypocotylé très allongé, moins cependant que chez les *Anona*. Les feuilles primordiales ont une forme très différente des feuilles adultes : elles sont fortement dentées, et obtuses au sommet.

Une coupe transversale passant au niveau du sommet de la gemmule (fig. 107) montre les deux premières feuilles, opposées entre elles et placées à angle droit par rapport aux cotylédons, et l'ébauche de la troisième feuille qui coiffe le point végétatif. Plus bas (fig. 106) ce dernier est reconnaissable, avec sa tunica plus colorable ; les deux feuilles ont chacune trois faisceaux seulement, et les cotylédons une trace unique. Puis les feuilles s'incorporent à la tigelle ; leurs faisceaux viennent prendre place dans un anneau méristématique moins épais que la tunica qui est le prolongement vers le bas du bord interne de cette dernière et qui représente sans aucun doute l'anneau prodesmogénique de Louis (fig. 105). Au-dessous, les cotylédons s'incorporent à leur tour et la stèle est alors constituée par deux masses trilobées dont chacune provient de la soudure des faisceaux d'une feuille (fig. 104). Plus bas dans l'hypocotyle, la stèle devient à peu près circulaire, mais la structure reste superposée jusque dans la région du collet : la plantule est donc ici encore très « accélérée ». La racine est diarche.

La structure est donc voisine de celle de la plantule d'*Anona* : coty-

lédon à trace unique, feuille primordiale à trois traces, racine diarche. Le caractère double du faisceau cotylédonaire est cependant peu net ; il est simplement bifide vers sa base, et chez certaines plantules seulement.

C. — *Anatomie de la fleur*

Elle a été étudiée par Wilson (1937) chez trois espèces (*Dillenia indica*, *Wormia Burbidgii*, *Doliocarpus multiflorus*), mais seulement pour la partie périanthaire et staminale, à l'exclusion du gynécée. Cet auteur a observé que les traces du périanthe naissent à des niveaux variables et s'anastomosent partiellement dans les tissus du réceptacle ; les sépales reçoivent chacun trois faisceaux et les pétales un seul. La vascularisation des étamines se raccorde en partie à celle du périanthe et en partie à la stèle de la fleur ; elle prend naissance à partir de gros cordons vasculaires de structure concentrique, qui se divisent abondamment et se résolvent en un certain nombre de petits faisceaux dont chacun entre dans une étamine. Ce processus de division se produit normalement dans la profondeur du réceptacle, c'est-à-dire que les étamines naissent individuellement ; mais dans certains cas, elles sont soudées par leurs bases en fascicules ; il y a ainsi deux fascicules chez *Didesmandra* et un seul chez *Schumacheria* (où l'androcée est donc rejeté sur un côté de la fleur). (*Hibbertia* (*Candollea*) *cuneiformis* possède quinze étamines soudées trois par trois par leurs filets.

J'ai étudié la fleur de *Dillenia monantha* et celle d'*Hibbertia scandens* (fig. 100 à 103). Chez l'une et l'autre de ces plantes, le pédoncule et la base du réceptacle sont analogues à la tige, au diamètre près, mais les faisceaux de la stèle sont séparés. Chaque sépale naît de trois traces, mais celles-ci se divisent rapidement avant leur entrée dans le sépale et s'anastomosent plus ou moins : il en résulte un réseau assez confus, comme chez les Magnoliacées. Les sépales d'*Hibbertia scandens* sont nettement insérés en hélice et le plus externe ressemble beaucoup à une feuille végétative, comme chez les Pivoines par exemple. Ils ont une consistance coriace et une forme lancéolée. Les pétales sont unifasciculés et leur base d'insertion est étroite, à peine plus grande que celle d'une étamine chez *Hibbertia*. Dans les deux plantes s'observent les gros cordons abondamment ramifiés qui desservent les étamines.

Après le départ de ces dernières, ce qui reste de la stèle se résoud chez *Hibbertia* en plusieurs groupes de trois faisceaux qui correspondent aux carpelles. Ces derniers sont peu nombreux (souvent trois), libres entre eux et contiennent deux rangées d'ovules qui sont en relation avec les nervures latérales. La structure de ces car-

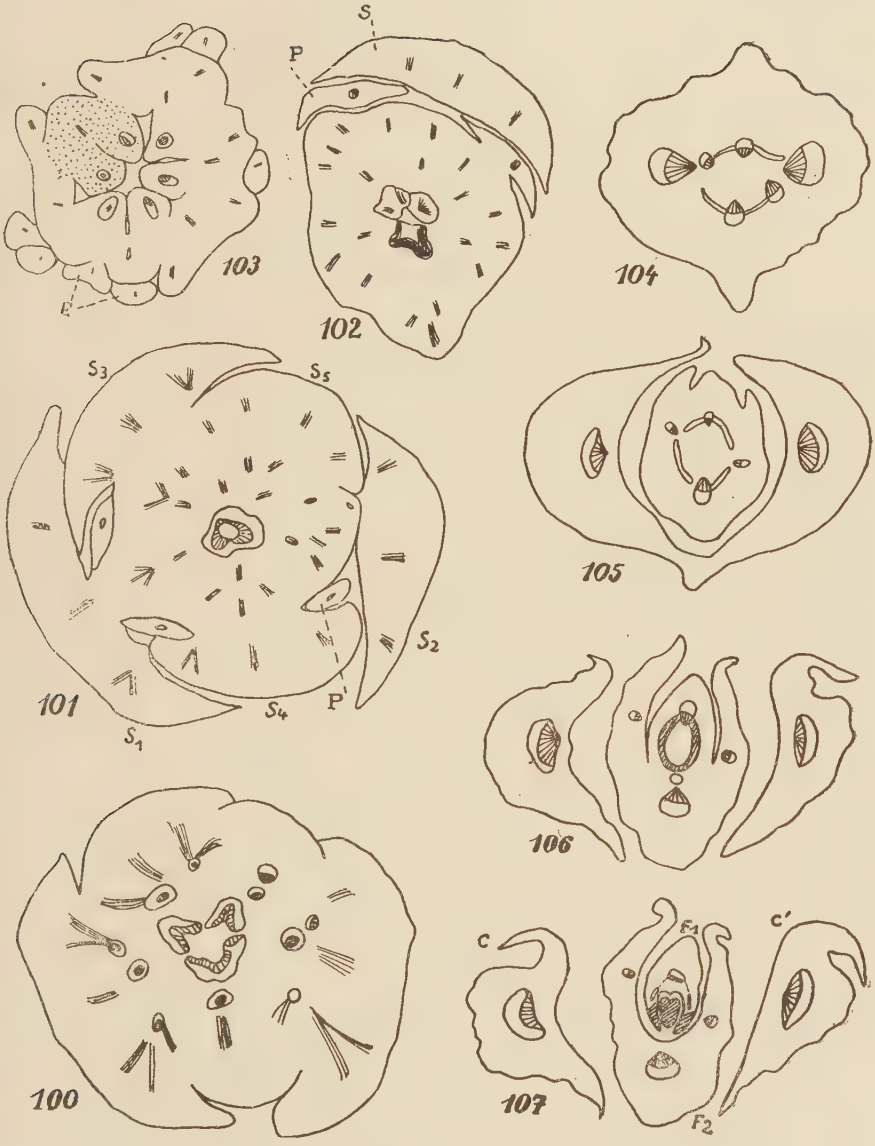


Fig. 100 à 103. — Coupes transversales successives dans la fleur d'*Hibbertia linearis*, de la base du réceptacle (100) au pistil (103); S_1, ... S_5, sépales ; P, Pétales ; E, étamines (× 20).

Fig. 104 à 107. — Coupes transversales dans une plantule de *Dillenia indica*, haute de 8 cm.; 104, nœud cotylédonaire ; 105 et 106, insertion de la première feuille ; 107, point végétatif entouré des deux premières feuilles.

pelles n'offre rien de particulier et correspond au type habituel du follicule.

Chez *Dillenia*, les carpelles sont plus nombreux (une dizaine dans l'échantillon étudié) et soudés par leur bord ventral. La structure générale est la même, mais les faisceaux latéraux sont volumineux et ont la forme de fers à cheval dont les bords produisent les faisceaux ovulaires.

Appendice

Quelques groupes satellites des Dilléniacées.

On a longtemps placé dans les Dilléniacées les genres *Actinidia* et *Saurauja*, actuellement séparés et placés avec *Clematoclethra* dans une famille distincte, les Actinidiacées.

Les *Actinidia*, qui comprennent une vingtaine d'espèces de la Chine et du Japon, présentent plusieurs points communs avec le genre *Tetracera* : ce sont des lianes à fleurs polygames ou dioïques construites comme celles des Dilléniacées, de type 5, et groupées en grappes ; les vaisseaux présentent la perforation simple. Par contre les carpelles sont soudés en une masse globuleuse couronnée par un cercle de styles libres, comme chez les *Dillenia* et *Wormia* dont on les a tout d'abord rapprochées. Mais le nœud est unilacunaire chez toutes les espèces que j'ai étudiées; il en est de même chez *Saurauja punduana*, divers autres *Saurauja* et *Clematoclethra integrifolia*.

Dans le pétiole le faisceau unique s'élargit et se referme en un anneau, accompagné de deux petits cordons latéro-supérieurs de structure concentrique.

Ce sont, nous le verrons, des plantes plus évoluées que les Dilléniacées, et qui appartiennent déjà au grand ensemble formé par les Théales.

Hutchinson considère d'autre part que des Dilléniacées dérivent, outre les Théales, les ordres des Bixales, Pittosporales et Cunoniales.

Dans les Bixales, *Bixa Orellana* possède un nœud trilacunaire et un pétiole comportant un anneau vasculaire et un faisceau isolé à l'intérieur de cet anneau. Les Cistacées ont un nœud unilacunaire, les Cunoniacées sont de type 3 ou 5 suivant les genres.

Chez les Pittosporacées, j'ai trouvé le type 3 dans tous les *Pittosporum* examinés et dans les genres *Bursaria*, *Sollya*, *Hymenosporum*, *Pronaya* et *Citriobatus*. La fleur est régulière et pentamère, avec des carpelles (typiquement 3) soudés en une capsule à cavité unique. Chaque sépale reçoit trois traces, chaque pétale une trace trifasciculée et chaque étamine un seul faisceau.

Enfin on a souvent considéré les Hamamélidales comme voisines des Magnoliales et des Dilléniales ; le bois en particulier est scalariforme. Pour Hutchinson au contraire elles dérivent des Rosales et seraient la souche des Amentacées. Le nœud est trilacunaire dans les genres que j'ai examinés (*Hamamelis*, *Parrotia*, *Corylopsis*, *Sycopsis*). Une étude de ce groupe serait intéressante car il présente peut-être des affinités étroites avec les Magnoliales : ainsi on y place actuellement *Eucommia* que l'on mettait autrefois dans les Magnoliales, et Mac Laughlin a proposé le même sort pour *Illicium*.

CHAPITRE VII

QUELQUES GENRES D'AFFINITÉS INCERTAINES

Au voisinage des grandes familles qui viennent d'être étudiées se placent un certain nombre de genres dont la position systématique a subi diverses variations et n'est pas encore précisée avec certitude.

L'anatomie d'une partie de ces types aberrants est maintenant bien connue, notamment celle de *Trochodendron*, *Tetracentron*, *Euptelea*, *Himantandra*, *Cercidiphyllum*. D'autres genres sont moins connus. Laissant de côté *Lactoris*, dont je n'ai pu me procurer d'échantillon et qui d'ailleurs paraît se rapprocher davantage des Pipérales que des Magnoliales (Mac Laughlin, 1928), j'examinerai le cas des trois genres *Illicium*, *Paeonia* et *Eupomatia*, surtout en ce qui concerne la disposition de l'appareil libéro-ligneux, les autres aspects de leur anatomie ayant déjà été envisagés par plusieurs auteurs.

A. — *Illicium*

Il comprend une douzaine d'espèces qui sont des arbustes à feuilles persistantes, alternes, entières et lancéolées, contenant, ainsi que l'écorce et le fruit, des produits aromatiques ou toxiques. Les fleurs, terminales ou axillaires suivant les espèces, sont actinomorphes et formées :

a) d'un périanthe de 12-20 pièces diversement colorées, insérées en hélice, les intérieures en forme de languettes pétaloïdes, les extérieures généralement plus courtes et plus vertes ;

b) de 8 à 15 étamines, de forme très variable ;

c) d'une dizaine de carpelles groupés en un cercle et contenant chacun un seul ovule. Le fruit est un ensemble de follicules à parois ligneuses, groupés en étoile (« anis étoilé » du commerce.)

Le genre a été créé par Linne et placé à côté des *Drimys* et des types voisins (*Tasmannia*, *Zygogynum*, etc.) dans une tribu des Illiciés (ou Wintérées) de la famille des Magnoliacées.

Les auteurs qui ont étudié spécialement ces derniers genres (Van Tieghem, et récemment Bailey et Nast) ont proposé d'en séparer *Illicium* dans une famille des Illiciacées, son bois étant hétéroxylé ; Hutchinson, en se basant sur des caractères morphologiques, l'a maintenu dans les Wintéracées. Enfin Mac Laughlin (1928) a proposé de la rattacher aux Hamamélidales.

J'ai pu étudier entièrement l'anatomie de l'*Illicium religiosum* sur des exemplaires en fruit reçus de l'Arboretum de la Maulèverie (Angers), et partiellement celles d'autres espèces d'après des échantillons de l'herbier général du Museum (*I. anisatum*. *I. Griffithii*).

La tige renferme toujours un anneau libéro-ligneux complet. L'histologie du bois ne présente pas de différence notable par rapport à celle d'*Illicium floridanum*, qui a été étudiée en détail par Groppler. La masse principale du bois est faite de fibres-trachéides aréolées ; les rayons sont unisériés et très nombreux ; les anneaux annuels sont peu marqués. Remarquons qu'un certain nombre de caractères de ce bois sont de ceux que l'on considère aujourd'hui comme primitifs : la grande longueur des fibres (1,5 mm en moyenne) et des vaisseaux (2,5 mm), le faible diamètre de ces derniers, leur répartition diffuse dans l'ensemble du tissu ligneux, les perforations scalariformes à grand nombre de barreaux (plus de 30) des parois terminales qui sont très obliques. D'autre part, Lemesle a récemment montré que les ponctuations des fibres sont d'un type très ancien, qui se retrouve chez les Schizandracées et rappelle certaines gymnospermes fossiles.

L'anneau ligneux constitue le seul tissu de soutien de la tige dans les échantillons étudiés ; aucune trace de sclérification n'est visible sur ces exemplaires, sauf quelques rares cellules ramifiées éparses dans l'écorce, et quelques fibres isolées à la périphérie du liber. L'assise subérogène est située dans la partie externe de l'écorce. Celle-ci contient, ainsi que la moelle, des poches sécrétrices.

La trace foliaire est constituée par un seul faisceau émergent formant d'abord une boucle de l'anneau stélique, puis un arc à concavité tournée vers la tige, qui conserve la même forme tout le long du pétiole et de la nervure médiane ; les nervures secondaires naissent aux dépens des bords de cet arc.

Dans le bourgeon, la tunica est épaisse (6-7 assises) et le cône végétatif très peu convexe ; les feuilles ont une préfoliaison en capuchon, comme chez les Schizandracées et les Anonacées. L'appareil sécréteur, dans la moelle et dans l'écorce, apparaît très précocement. La structure des bourgeons axillaires est identique à celle du bourgeon terminal.

Le pédoncule floral présente la même disposition que la tige, au diamètre près. Toutefois le bois secondaire est peu important et ne comprend, même dans le pédoncule du fruit, que quelques assises sa surface est à peu près égale à celle du protoxylème ; la face externe du liber et la région périmédullaire comportent quelques fibres de soutien, qui font défaut totalement, ou presque, dans la tige.

Dans le réceptacle, les faisceaux destinés au périanthe se détachent successivement, à raison d'un par sépale, en traversant horizontalement l'écorce ; leurs émergences sont de plus en plus rapprochées à mesure qu'on va vers les pièces intérieures. Les faisceaux staminaux, qui paraissent continuer la série (sans qu'il soit possible de les distinguer, autrement que par leur aspect plus grêle, des faisceaux périanthaires lorsque les appendices correspondants sont déjà détachés du réceptacle), semblent insérés suivant un verticille.

Le départ de toutes ces traces fragmente finalement la stèle en un nombre de faisceaux égal à celui des carpelles ; chacun de ces faisceaux a la forme d'un arc assez large dont la partie centrale *m* passe dans la carpelle et dont les deux ailes *l* demeurent dans le réceptacle en tournant leur bois vers l'extérieur. Le faisceau *m* qui constitue la nervure médiane du carpelle, passe sous la cavité de ce dernier, puis, avant de remonter dans la paroi dorsale jusqu'au style, émet de chaque côté deux branches dont l'une se recourbe vers le bord ventral du carpelle. Quant aux faisceaux *l*, ils desservent le placenta et s'élèvent ensuite le long du bord adaxial. Entre les carpelles, le réceptacle se prolonge par un reliquat stérile, dépourvu d'éléments conducteurs, et qui ne s'accroît pas après la floraison.

Les faisceaux floraux ne comprennent que du protoxylème sans fibres ni parenchyme ligneux ; les vaisseaux y sont spiralés, quelques-uns annelés ; quelques rares éléments réticulés se rencontrent dans le fruit.

Par la structure de son bois et sa morphologie florale, le genre *Illicium* est certainement assez primitif ; toutefois son anatomie l'écarte sans aucun doute des Wintéracées dont le bois est homoxylé et le nœud toujours trilacunaire. C'est, comme nous le verrons plus loin, des Schizandracées que ce genre paraît se rapprocher le plus.

B. — *Paeonia*

Ce genre comprend environ vingt-cinq espèces, asiatiques pour la plupart, certaines connues depuis peu d'années. Les quelques espèces spontanées dans nos pays (*P. corallina*, *P. peregrina*, *P. humilis*) sont herbacées, et il en est de même d'un certain nombre de Pivoines cultivées, à grandes fleurs et tiges robustes, qui sont pour la plupart

des variétés horticoles de *P. albiflora*. D'autres espèces, d'origine orientale, forment des buissons et sont cultivées sous le nom de « Pivoines en arbre » : le type en est l'espèce chinoise *P. Moutan*.

A une époque où on ne connaissait en Europe ni ces Pivoines ligneuses ni l'ensemble des familles dites depuis « Ranales arborescentes », le genre *Paeonia*, connu uniquement par ses formes herbacées, fut rangé parmi les Renonculacées et réuni au genre *Actaea* dans une tribu des Paeoniées, caractérisée par ses étamines introrses. A mesure que progressait la connaissance des Ranales arborescentes et l'étude anatomique des Renonculacées, la position de *Paeonia* était de plus en plus controversée. Hallier et Langlet ont proposé de classer ce genre dans les Berbéridacées, tandis que d'autres (Bartling, Worsdell, Heintze) en faisaient une famille autonome. Leclerc du Sablon (1884) paraît le premier avoir fait un rapprochement avec les Magnoliacées, dans son étude des mécanismes de déhiscence des fruits. C'est à un semblable rapprochement qu'ont été conduits Pitard (1899) puis Worsdell (1908) par l'étude du pédoncule et du pétiole respectivement. Enfin, Kumazawa (1935) montre que les formations secondaires sont bien développées chez *Paeonia* alors qu'elles font défaut chez toutes les Renonculacées (sauf *Clematis*) et les Berbéridacées, et surtout que les vaisseaux de *Paeonia* sont pourvus de perforations scalariformes : ce caractère, inconnu chez les Renonculacées, est la règle, on l'a vu précédemment, chez les Magnoliacées.

Le système vasculaire de la tige est constitué par un cercle de faisceaux rapprochés, confluents dans les tiges âgées. Le bois et le liber secondaires sont épais, le péricycle forme des amas fibreux coiffant le liber. L'écorce est souvent écrasée à maturité entre l'anneau vasculaire et une bande collenchymateuse sous-épidermique de 3 à 4 assises, comme il advient fréquemment aussi dans les Magnoliacées. La disposition nodale est variable et comporte généralement cinq faisceaux émergents. Les deux latéraux se forment précocement, très au-dessous du nœud, et parcourent dans l'écorce de la tige une longueur qui peut être de plusieurs centimètres, sous forme de deux faisceaux concentriques à bois central : au niveau du nœud, ils se divisent chacun en trois ou quatre branches. Les trois faisceaux centraux naissent tantôt séparément tantôt sous forme d'un gros cordon trifurqué peu après son émergence.

La fleur de *Paeonia* comporte un périanthe acyclique de six à huit pièces où toutes les transitions s'observent entre bractées, sépales et pétales, puis de nombreuses étamines, enfin deux à cinq carpelles formant à maturité des follicules légèrement charnus.

La base des carpelles est entourée par un bourrelet renflé, le « disque », dont la valeur morphologique est discutée.

La vascularisation de la fleur a été étudiée par Brouland (1935).

Le pédoncule floral comporte, comme la tige, une stèle normale et, dans une partie des espèces, des faisceaux corticaux. A la base du réceptable, la stèle émet du côté interne (c'est-à-dire vers la moëlle) quelques ramifications qui donneront des faisceaux placentaires. Les sépales, dont chacun présente une trace trifasciculée, sont desservis par des faisceaux corticaux lorsque ceux-ci existent (*P. tenuifolia*) et directement par la stèle dans le cas contraire (*P. paradoxa*). Ce qui reste de la stèle après le départ des faisceaux sépalaires et placentaires, puis des carpellaires médians et des pétalaires qui se détachent à leur tour, constitue alors une formation très particulière, nommée par Brouland « réseau périphérique ». Il s'agit d'un réseau à nombreuses mailles qui parcourt l'espace annulaire compris entre l'insertion des pétales et celle des carpelles : sa partie externe produit des faisceaux s'élevant perpendiculairement à la surface du réseau et dont chacun se rend dans une étamine : sa partie interne, semblable à la précédente, vascularise le disque. Brouland interprète donc ce dernier comme une zone staminale stérile, et conclut par ailleurs que la tribu des Paeoniées occupe « une place tout à fait à part » dans les Renonculacées.

Cette anatomie florale de *Paeonia* appelle un rapprochement avec mes observations sur les Magnoliacées. Comme dans ce dernier groupe nous retrouvons le pédoncule contenant des faisceaux corticaux et la séparation précoce, au bas du réceptacle, de la stèle en trois groupes vasculaires concentriques, dont le plus interne dessert les carpelles, l'externe une partie du périanthe, le moyen le reste du périanthe et les étamines. Comme chez les Magnoliacées, les faisceaux staminaux proviennent d'un réseau issu tout entier des faisceaux périanthaires. Enfin, le disque est peut-être assimilable au gynophore des Michelia, qui représente lui aussi, entre androcée et gynécée, un intervalle stérile que parcourt un prolongement supérieur du réseau staminal.

Rien dans la disposition de l'appareil libéro-ligneux du genre *Paeonia* ne s'oppose donc au rattachement de ce genre à l'ordre des Magnoliales.

C. — *Eupomatia*

Ce genre se réduit à deux espèces d'Australie Orientale. Ce sont des buissons bas portant des feuilles lancéolées et des fleurs de petite taille (1 à 2 cm.), sans périanthe, coiffées dans le jeune âge d'un opercule. Les pièces florales sont insérées en disposition acyclique sur un réceptacle creusé en coupe ; elles comprennent, de dehors en dedans, des étamines à filet dilaté, des staminodes péta-

loïdes, et des carpelles enfoncés dans les tissus du réceptacle comme chez certaines Nymphéacées.

Le genre *Eupomatia* a été décrit par R. Brown et placé par lui dans les Anonacées. dont il a l'albumen ruminé ; Hallier l'a mis parmi les Magnoliacées, et Hutchinson en a fait une famille spéciale à l'intérieur de l'ordre des Anonales.

Cependant plusieurs caractères qui sont généraux chez les Anonacées font défaut chez *Eupomatia*. Solereder a souligné que le liber d'*Eupomatia* n'est jamais stratifié, que la moelle ne contient pas de diaphragmes scléreux et que le mésophylle n'est pas différencié en tissu palissadique et tissu lacuneux. Garratt (1933, cité par Lemesle 1938) a découvert dans le bois la perforation scalariforme, alors que les vaisseaux de toutes les Anonacées sont à perforation simple. Lemesle a montré (1939, 1947) que le bois contient en outre des fibres trachéides aréolées, alors que celui des Anonacées contient des fibres libriformes, et qu'*Eupomatia* possède un appareil sécréteur à tanins qui fait défaut dans les Anonacées. Par contre il y a, comme chez les Anonacées et les Magnoliacées, de nombreuses cellules sécrétrices à essence.

J'ai constaté que la disposition des faisceaux est nettement différente de celle des Anonacées : le nœud est de type 7, donc se rapproche plutôt de celui des Magnoliacées. Le pétiole contient sept faisceaux groupés en un arc dorsal ; il ne possède aucune sclérification. La nervure médiane présente la même structure, mais la zone périlibérienne et la moelle sont très fortement sclérifiées.

On a quelquefois rapproché *Eupomatia* des Monimiacées en raison de la périgynie de la fleur; mais comme chez les Lauracées dont elles sont voisines, le nœud est unilacunaire chez les Monimiacées que j'ai étudiées (*Tambourissa purpurea*, *Herniandia sp.*)

Je n'ai pu étudier le parcours des faisceaux dans la fleur, ne disposant que de matériel d'herbier très mal conservé et très abondamment sclérifié.

Par l'ensemble de ses caractères, *Eupomatia* paraît constituer une famille monotypique assez nettement différente des Anonacées et qu'il est plus logique de rapprocher des Magnoliacées, au voisinage de *Paeonia*, autre type périgyne.

CHAPITRE VIII

L'APPAREIL LIBÉRO-LIGNEUX, CRITÉRIUM PHYLOGÉNIQUE

« It is an accepted fact that the flower is a conservative part of the plant, and of the flower parts the carpel is perhaps, the slowest to evidence evolutionary changes. Variations in external form are not quickly impressed upon the vascular structure of the organs affected. Consequently vascular tissue which is least subject to transitory variation and slow to reflect more fundamental changes may indicate something of the phylogenetic history of the plant. This fact seems to be specially true of the vascular tissue of the carpel. »

(Chapman, *Carpel anatomy of the Berberidaceae*, 1936).

« Si nous suivons les multiples transformations des pièces florales, tant dans la forme extérieure que dans la nature des appareils, nous voyons les faisceaux suivre pas à pas les mêmes transformations... Si les pièces florales présentent une merveilleuse plasticité qui doit répondre aux besoins de la plante, à cette plasticité du parenchyme correspond celle de l'appareil libéro-ligneux qui subit les exigences de la forme intérieure et extérieure de l'organe, forme dont il est sous l'entière dépendance...

Jusqu'ici, à mon sens, on a accordé au système libéro-ligneux floral une importance capitale qu'il est loin d'avoir... Tout me porte à croire que cette valeur est de peu d'importance et décroît en allant du calice vers le centre de la fleur.

(Grelot, *Recherches sur le système libéro-ligneux floral des Gamopétales bicarpellées*, 1898).

Ces deux opinions, si parfaitement contradictoires qu'on serait tenté de croire que l'une d'elles a constitué une réponse à l'autre, représentent la forme extrême de deux tendances qui ont partagé les auteurs depuis que l'étude de l'appareil libéro-ligneux, et plus particulièrement de la course des faisceaux, est devenue une des méthodes principales de l'anatomie comparée des végétaux supérieurs.

On s'étonnera peut-être de voir figurer un tel rapprochement, générateur de septicisme, dans ce travail dont une partie importante est précisément consacrée à l'appareil libéro-ligneux. Je pense qu'il est au contraire surprenant qu'une telle divergence de vues n'ait pas eu d'écho dans la plupart des travaux qui se rapportent à ces questions, et qu'une prise de position *a priori* et le plus souvent implicite ait écarté si à la légère toute préoccupation méthodologique.

Un exposé critique des diverses opinions exprimées sur ce sujet et la recherche d'une synthèse dépasseraient considérablement le cadre du présent travail. Mais, comme je l'ai dit plus haut, je me suis efforcé de n'accepter aucune idée préconçue, et je n'aurais certes pas accordé à la description de l'appareil vasculaire la place qu'il tient dans les chapitres qui précèdent si je ne pensais pas avoir de raisons valables d'en tirer dans les développements qui vont suivre des conclusions d'une portée générale ; et il me paraît utile de citer au préalable un certain nombre d'exemples précis qui montrent que, dans une catégorie étendue de cas, l'appareil vasculaire peut être considéré comme doué d'une indépendance relative vis-à-vis des caprices de la morphologie externe des organes.

Pour Hunt, le système libéro-ligneux est comparable au squelette des animaux : sa structure est héréditaire, voisine dans des espèces affines et se modifie assez lentement au cours de l'évolution pour qu'il soit possible de reconstituer la marche de cette dernière. Van Tieghem, et à sa suite de très nombreux anatomistes, ont utilisé la disposition des faisceaux, leur course, leur type de symétrie, comme des critériums permettant de déterminer la nature morphologique des organes, et on ne peut nier l'importance des résultats obtenus. Plus récemment (1927), Eames a, lui aussi, attribué à l'anatomie interne une *inertie phylétique* vis-à-vis des modifications de la morphologie externe et qualifié l'appareil vasculaire de « *slow-to-change skeleton* ».

Par contre, de nombreux auteurs considèrent la nervation comme un caractère obsolument secondaire, placé sous la dépendance de facteurs purement physiologiques, la différenciation des éléments conducteurs étant déterminée par l'appel de substance et par le transit vers tel ou tel point de la plante. La réduction d'un organe, qu'elle soit d'origine tératologique ou évolutive, entraînerait *ipso facto* la réduction de son dispositif vasculaire, et ce dernier ne saurait survivre à la disparition complète de l'organe en question : autrement dit, il n'y aurait pas de tissu conducteur vestigial. C'est le point de vue de Goebel, Troll, Thompson et de beaucoup d'autres auteurs.

Je me propose de passer en revue un certain nombre d'exemples tirés soit de la bibliographie, soit des recherches que je viens d'exposer dans les chapitres qui précèdent, et d'examiner quel est le retentissement sur l'anatomie interne des principaux types de modifications pouvant affecter extérieurement les organes : variation de forme ou de taille, soudures, division, disparition.

A. — *Influence de la forme et de la taille*

Si la nervation était déterminée essentiellement par le transit des substances de croissance, il devrait exister, au moins grossièrement, une relation entre la forme des feuilles et leur type de nervation : une telle relation n'apparaît nullement. Unrch (1941) a comparé diverses Urticacées et a montré que les feuilles de diverses espèces de *Leucosyke* par exemple, tout en étant très différentes, présentent une nervation en tous points comparable ; au contraire les feuilles de *Leucosyke aspera* et de *Conocephalus borneensis*, qui sont de même taille et de même forme, ne présentent aucune analogie ni dans les nervures principales ni dans la nervation fine.

Une analyse statistique serait cependant préférable à des exemples isolés, si nets qu'ils soient. J'ai essayé d'amorcer une telle analyse à propos de l'anatomie du pétiole et du nœud. On sait depuis Sinnot, et nous l'avons déjà vu à propos des Magnoliacées, que le mode de raccord du pétiole à la tige est en grande partie indépendant de la forme et de la grandeur du limbe et même de la structure du pétiole. J'ai observé ce fait d'une manière à peu près générale dans tous les groupes que j'ai examinés. Le plus bel exemple est celui des Anonacées : la structure nodale est bâtie sur un plan unique à travers toute la famille, en dépit des variations considérables que présente la feuille et des complications de structure de certains pétioles (voir p. 88). Chez les Dilléniacées, tous les *Hibbertia* possèdent la même structure vasculaire, bien que les feuilles soient très différentes de forme et que leur poids varie largement dans le rapport de 1 à 100 d'une espèce à l'autre Chez les Artocarpacées, la minuscule feuille ovale du *Ficus buxifolia* se relie à la tige par sept faisceaux, comme la grande feuille de *Ficus elastica* ou l'énorme feuille palmée de *Ficus carica*. Même fixité chez les *Saurauja* (Actinidiacées).

Chez les Magnoliacées, nous avons vu que l'anatomie du pétiole et du nœud présentait une grande uniformité, mais qu'elle subit tout de même d'un genre à l'autre des variations numériques. Comme nous aurons plus loin à rechercher la signification phylogénique de la structure nodale, il faut au préalable essayer de faire la part des facteurs physiologiques. Pour cela j'ai comparé au poids de la feuille

le nombre des faisceaux entrant dans la base du pétiole et le nombre des faisceaux existant dans la section « caractéristique » de ce pétiole, à peu près vers le tiers de sa longueur à partir de la base. Pour chaque espèce, j'ai mesuré 10 feuilles et pris la moyenne ; et comme il s'agissait souvent de matériel d'herbier trop précieux pour qu'on puisse détacher des feuilles, j'ai évalué indirectement le poids approximatif en admettant qu'il est proportionnel à la puissance 3/2 du produit de la longueur du limbe par sa plus grande largeur (c'est-à-dire que l'épaisseur est proportionnelle aux autres dimensions) ; les feuilles sont en effet de forme assez analogue, et j'ai vérifié sur quelques exemplaires l'exactitude du procédé.

	L	l	S = L×l	P = $(L \times l)^{3/2}$	I	N
Magnolia grandiflora	14	6	84	770	13	9
macrophylla	40	22	880	26.050	19	9
glauca	19	6,5	124	1.383	17	7
conspicua	14	10	140	1.666	13	9
tripetala	21	11	232	3.540	25	9
Kobus	15	8	120	1.312	11	9
stellata	9	3,5	33	190	7	7
Talauma megalophylla	73	12	41	43.600	35	9
mutabilis	19	8	152	1.880	15	7
Villariana	17	4,5	77	675	11	7
Aromadendron elegans	20	4,5	90	863	9	7
Alcimandra Cathcartii	10	4	40	252	11	7
Kmeria Duperreana	20	9	180	2.408	17	9
Pachylarnax praecalva	11	4	44	292	7	7

L : longueur de la feuille en centimètres
l : largeur de la feuille en centimètres
S : Surface de la feuille en centimètres carrés
P : Nombre proportionnel au poids de la feuille
I : Nombre de faisceaux dans l'initiale du pétiole
N : Nombre de faisceaux nodaux (non compris le faisceau stipulaire).

On voit par le tableau et le graphique ci-joint que les deux structures étudiées se comportent très différemment l'une de l'autre. Le nombre de faisceaux pétiolaires augmente assez régulièrement avec le poids de la feuille ; par contre la structure nodale en est en grande partie indépendante, tout au moins pour les espèces que j'ai étudiées.

Toutefois pour des plantes à feuilles très réduites, et notamment pour plusieurs *Michelia*, la réduction de la taille de la feuille va de

pair avec celle du nombre de faisceaux à la fois dans le pétiole et dans le nœud. Tout se passe comme si, dans les types macrophylles, la structure nodale à 7 ou à 9 faisceaux représentait le mode « normal » dans le groupe, indépendant des dimensions de la feuille, mais ne

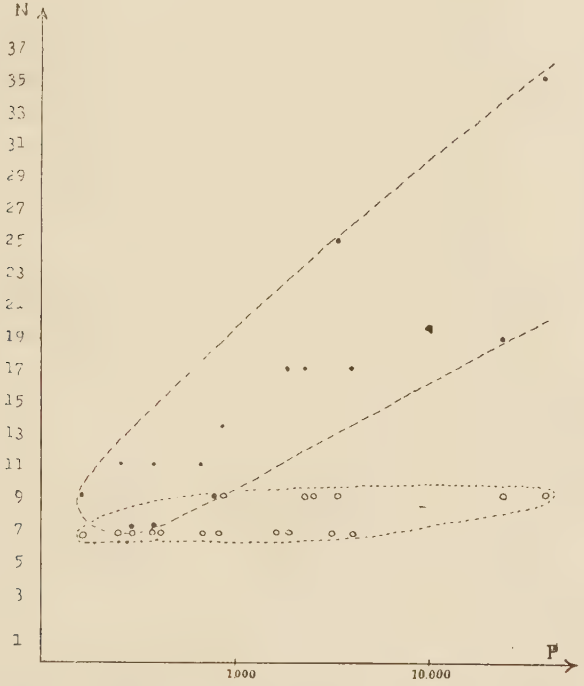


FIG. 108. — Relation entre le poids de la feuille (en abscisses) et le nombre de faisceaux nodaux et pétiolaires (en ordonnées). Les cercles correspondent au nœud, les points au pétiole. Le poids est indiqué en notation logarithmique, en raison de sa très grande amplitude de variation.

pouvant se développer entièrement dans les types microphylles. S'agit-il d'un rapport de cause à effet, ou bien de deux aspects parallèles d'une même évolution, c'est ce que nous examinerons dans le chapitre suivant.

Signalons toutefois une exception :

Chez les Dilléniacées de la tribu des Dilléniées (*Dillenia*, *Wormia*, *Schumacheria*) le plan nodal présente une stabilité très faible et se trouve dépendre fortement du développement plus ou moins grand de la feuille et de la largeur de sa base d'insertion sur la tige.

B. — *Influence des soudures et des divisions*

Le cas se présente surtout dans les fleurs. On sait que la soudure peut affecter les pièces d'un même verticille ou bien deux verticilles différents (les morphologistes ont souvent désigné ces deux processus sous le nom de concrescence et d'adhérence, respectivement).

On a vu plus haut les conclusions pessimistes de Grelot sur les résultats que l'on peut attendre de l'étude de la course des faisceaux pour l'interprétation de l'anatomie florale. Il faut remarquer cependant

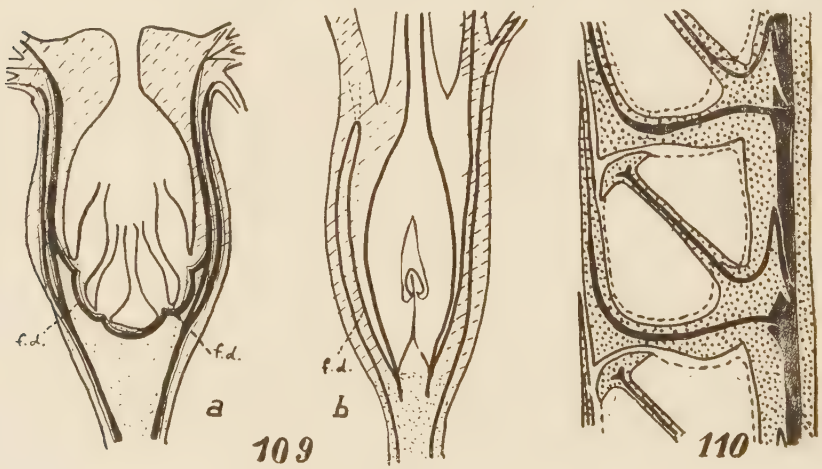


Fig. 109. — Faisceaux décurrents (*f. d.*) dans les fleurs péri- et hypogynes. *a*, *Rosa* ; *b*, *Darbya* (Santalacées). La partie réceptaculaire de la coupe florale est pointillée, la partie appendiculaire hachurée (d'après Smith and Smith, 1942).

Fig. 110. — Course des faisceaux dans le strobile de *Paleaostachya vera* (d'après Troll, 1933) ; le faisceau du sporangiophore présente un rebroussement qui indique que l'insertion du sporangiophore a subi un déplacement vers le bas.

que cet auteur a travaillé sur des familles fortement évoluées (Gamopétales bicarpellées) et où la fleur est par conséquent très profondément modifiée. On connaît par contre un grand nombre de cas où la soudure entre les verticilles peut aller jusqu'à la formation d'un ovaire infère sans que l'adhérence des parenchymes entraîne la fusion des faisceaux libéro-ligneux : Eames a montré que tous les degrés existent dans les espèces du genre *Vaccinium*. Lorsque c'est l'insertion d'une pièce qui s'est déplacée, les faisceaux présentent souvent un trajet récurrent qui matérialise le processus théorique de cette déformation : il en est ainsi dans beaucoup de fleurs périgynes où les

faisceaux se rendant aux carpelles se détachent de la stèle florale en un point situé beaucoup plus haut que l'insertion des carpelles, et présentent ensuite une branche descendante, au lieu de se raccorder « au plus court » à travers les tissus de la base du réceptacle (*Rosa*, *Calycanthus*). Un tel rebroussement traduit aussi un déplacement de l'insertion du calice de *Physalis* (Grelot) et même, chez les Ptéridophytes, la nature double de la sporophylle des calamites, résultant de la soudure d'un sporangiophore et d'une écaille stérile qui appartiennent à deux verticilles différents à l'origine (Troll, 1933) (fig. 109 et 110).

Quant aux concrescences entre pièces d'un même verticille elles ont des conséquences très variables pour l'appareil libéro-ligneux, et on ne peut indiquer aucune loi générale.

Lorsqu'une soudure est d'origine tératologique, elle provoque de profonds remaniements du système vasculaire ; ainsi j'ai observé que chez des *Campanula medium* dont les fleurs terminales étaient soudées entre elles, les stèles florales de celles-ci étaient réunies dès le pédoncule et que le même phénomène de régulation qui de la coalescence de deux fleurs pentamères faisait une fleur unique de type 8, produisait dans le pédoncule une couronne libéro-ligneuse à 8 lobes.

Les modifications du plan de symétrie de la fleur ont également des conséquences variables d'un matériel à l'autre, mais ici encore il existe des exemples dans lesquels le système vasculaire n'a pas subi la modification qui a affecté la morphologie. Joshi (1940) a comparé des fleurs normales, trimères, de *Gagea fascicularis* et une fleur anormale de la même espèce à 5 sépales, 5 étamines et 2 carpelles seulement (au lieu de 6,6 et 3) : le plan vasculaire de cette fleur anormale reste triangulaire comme dans la fleur normale et les faisceaux dorsaux des deux carpelles ne sont pas diamétralement opposés, mais font entre eux un certain angle : il n'y a donc pas eu de régulation.

Chez *Nerium Oleander*, les feuilles sont groupées par trois à chaque nœud, et la stèle est nettement triangulaire à ce niveau ; par contre la fleur est de type 5 et actinomorphe ; j'ai constaté qu'à la base du réceptacle la stèle florale est cependant triangulaire et que ce n'est qu'au niveau même de l'insertion des sépales que deux des côtés de ce triangle se divisent : ainsi la symétrie d'ordre trois qui est générale tout au long de la plante n'est pas complètement effacée de l'appareil vasculaire de la fleur, en dépit de la symétrie franchement pentamère de cette dernière.

Par contre, Grelot a indiqué que chez les Gamopétales à fleur pélorique le système vasculaire floral est redevenu actinomorphe.

C. — *Structures vestigiales*

Il existe dans un certain nombre de cas du tissu vasculaire qui n'est en rapport avec aucun organe ; son interprétation est toujours délicate, mais on a pu montrer parfois qu'il s'agissait de vestiges vasculaires d'organes complètement éliminés.

Chez les Cycadées, la plantule possède normalement deux cotylédons, qui reçoivent chacun quatre faisceaux, comme les feuilles d'ailleurs. Le genre *Ceratozamia* ne possède qu'un seul cotylédon, mais des rudiments de faisceaux s'observent cependant aux points d'où devraient normalement se détacher les traces vasculaires du deuxième cotylédon (fig. 111) (Dorety, 1908).

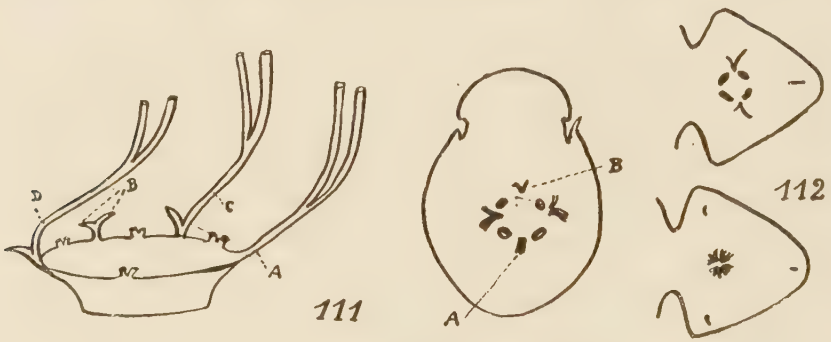


Fig. 111. — *Ceratozamia mexicana* (d'après Dorety, 1908). Nœud cotylédonaire en perspective (*a*) et en coupe horizontale (*b*) ; *B C'* et *D'*, vestiges vasculaires du 2e cotylédon.

Fig. 112. — *Salix alba* (d'après Fisher, 1928). Vestiges vasculaires des stipules (en haut) et d'un périanthe (en bas).

Chez les Salicacées (fig. 112), les bractées placées sous les fleurs possèdent chez certaines espèces des stipules, dont chacune reçoit un petit faisceau issu des traces latérales de la bractée ; dans d'autres espèces les stipules sont absentes, mais on observe encore ces petits faisceaux. Parfois, à un niveau supérieur, la stèle de la fleur émet quelques traces qui partent à un même niveau et qui ont été interprétées comme vestiges d'un périanthe (Fisher, 1928) ; elles sont souvent réduites à un tissu vasculaire rudimentaire comportant quelques épaississements spiralés, ou à de simples traînées collenchymateuses.

Dans la fleur de *Caltha palustris* (Smith, 1928), la stèle se poursuit au delà des derniers carpelles, indiquant probablement que ceux-ci ont dû être plus nombreux. Un tel prolongement s'observe aussi (Eames, 1931) dans la fleur *d'Aquilegia* (« *superfluous tissue* »).

Un exemple remarquable de structure vestigiale est constitué par

les gynécées pseudomonomères. Eckart a donné ce nom à des pistils uniloculaires et paraissant formés d'un seul carpelle, mais qui dérivent, en réalité, de la soudure de plusieurs carpelles avec réduction considérable d'une partie d'entre eux ; ceux-ci ne sont plus représentés que par des cordons vasculaires.

Ainsi le pistil des Berbéridacées étudié par Chapman (1936) est généralement uniloculaire et montre, sur une coupe transversale (fig. 113 *a*), un placenta volumineux et comprenant un nombre de faisceaux plus grand que celui que l'on devrait normalement y trouver si ce pistil était formé d'un seul carpelle, comme le sont les gousses de Légumineuses par exemple (il n'y aurait alors qu'un ou deux faisceaux placentaires). De plus, dans divers genres de cette famille, une partie seulement de ces faisceaux « placentaires » desservent les ovules, les autres en sont indépendants sur tout leur trajet.

Or certains fruits anormaux d'*Epimedium*, par exemple, comportent deux loges, et les faisceaux des placentas sont tous en rapport avec les ovules (fig. 113 b_1 et b_2).

Un intermédiaire entre ces deux sortes de pistil est constitué par le genre *Achlys* (fig. 113 *c*) qui présente, outre trois faisceaux entourant la loge unique et correspondant à un carpelle fertile, trois autres faisceaux logés dans un bourrelet volumineux qui longe le placenta et que l'on est conduit à interpréter comme un second carpelle, stérile et dépourvu de cavité. Le « placenta » des pistils normaux d'*Epimedium* serait, par suite, constitué à la fois par le placenta proprement dit du carpelle fertile et par les restes d'un second carpelle avorté. Dans d'autres genres (*Berberis*, *Mahonia*) le gynécée serait formé de trois carpelles dont un seul est développé, les deux autres étant contractés dans le placenta.

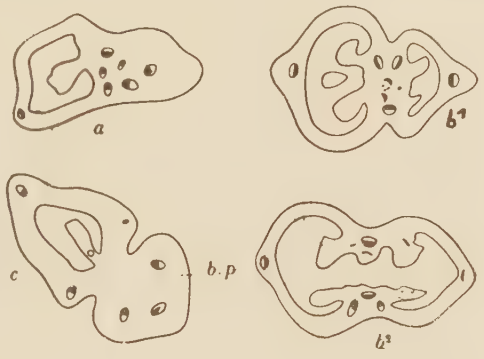


Fig. 113. — Coupes transversales de pistils de Berbéridacées (d'après Chapman).

a Epimedium, cas normal, b^1 et b^2, pistils anormaux biloculaires ; *c.*, Aclys (*b. p.*, bourrelet placentaire).

Un cas analogue a été décrit par G. Bonne (1935) dans le pistil des Rosacées chrysobalanoïdées, où une coupe transversale de l'ovaire a la même apparence que chez *Achlys*, le bord placentaire du carpelle fertile étant longé par un bourrelet volumineux qui correspond à deux carpelles contractés.

La plupart des exemples qui précèdent se rapportent à la fleur ou à la plantule ; on pourrait en citer aussi à propos de l'appareil végétatif adulte, mais ils sont moins nombreux et moins nets. Ceci n'est pas un hasard : on admet généralement que la fleur et la plantule

sont des « organes conservateurs » qui se trouvent à un niveau d'évolution inférieur à celui de la plante adulte et conservent de ce fait des caractères ancestraux. Nous verrons plus loin que diverses structures de la fleur des Apocarpiques peuvent s'interpréter ainsi.

Dans l'appareil végétatif, la question est extrêmement délicate : Gaussen (1944) en a montré toute la complexité à propos des Gymnospermes. La surévolution, c'est-à-dire l'apparition de structures très évoluées qui présentent une fausse apparence de retour ancestral, est une difficulté supplémentaire qui fait douter de la valeur phylogénique de beaucoup de caractères : ainsi le bois diploxylé des Cycadées indiquerait un état surévolué des feuilles de ces plantes, alors qu'on l'a longtemps regardé comme une persistance du bois centripète « cryptogamique ».

Aussi devons-nous reconnaître que l'étude de l'appareil vasculaire est d'un emploi très délicat dès que l'on touche à l'anatomie comparée et à la phylogénie. Mais n'importe quel autre procédé d'investigation dans ces domaines est tout aussi difficile à utiliser, et reconnaître les faiblesses et les limites d'une méthode n'interdit pas de s'en servir, sous certaines réserves. Rappelons que l'anatomie comparée du squelette des animaux s'est révélée insuffisante dans quelques cas, par exemple dans la délimitation du paléocrâne et du néocrâne pour laquelle il a fallu considérer également le trajet des nerfs craniens ; il n'empêche que cette étude du squelette a été le moyen le plus fécond pour la connaissance de l'évolution des vertébrés. Les exemples cités ci-dessus, et que j'ai choisis aussi variés que possible, montrent que l'anatomie comparée de l'appareil vasculaire des végétaux est une méthode bien souvent efficace ; mais j'ai cherché à l'utiliser dans les chapitres qui suivent avec le maximum de prudence et j'ai préféré me tenir en deçà de certaines des conclusions auxquelles elle semble conduire, ou tout au moins en souligner sans équivoque le caractère hypothétique toutes les fois que cela m'a paru indispensable.

CHAPITRE IX

INTERPRÉTATION DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

La connaissance anatomique des végétaux supérieurs a progressé très rapidement au cours du siècle dernier, et l'ampleur des résultats acquis a permis de construire une schématisation s'appliquant à l'ensemble de ces végétaux. Cette synthèse est malheureusement loin d'avoir subi toutes les retouches qu'appelaient les recherches faites ultérieurement ; de sorte que sur beaucoup de points, l'anatomie végétale en est encore aujourd'hui aux positions prises il y a plusieurs décades et que beaucoup de botanistes la regardent comme une science définitivement morte où il n'y a plus rien à faire si ce n'est des spéculations théoriques indéfiniment stériles.

Nous avons vu cependant combien, sur des groupes tels que ceux qui ont été étudiés ici, la somme de documents anatomiques est faible. Là, il ne s'agit pas seulement de glaner des faits, mais de défricher. Et ce défrichement ne peut aller sans une mise à jour des idées générales. Je me propose dans ce chapitre d'examiner tout d'abord quelques points sur lesquels le décalage entre les faits et l'interprétation traditionnelle me paraît particulièrement sensible.

A. — *La question du péricycle de la tige* (1)

Il faut d'abord s'entendre sur la nomenclature. Etymologiquement, le terme de péricycle désigne simplement la région qui entoure le cylindre libéro-ligneux, et ce serait là une simple tautologie si cette région ne présentait des caractères particuliers. Or, dans une racine ce terme a parfaitement sa raison d'être : il existe à la périphérie des tissus conducteurs une assise bien reconnaissable, limitée d'un côté

(1) Pendant la rédaction j'ai eu connaissance de l'article suivant: Kundu, B. C., 1941, *Origin and nature of the so-called pericycle in the stem of dicotyledons plants*. Proc. Ind. Sc. Cong. 28, n° 22. Cette publication est malheureusement introuvable à Paris et je n'ai pu en examiner le contenu. D'après son titre, je pense cependant qu'elle doit conduire à des conclusions voisines des miennes, bien que probablement fondées sur l'étude d'autres groupes que les Apocarpiques.

par la plus externe des assises libériennes et de l'autre par la plus interne des assises corticales différenciée en un endoderme ; ce péricycle possède des propriétés organogéniques importantes, donnant naissance normalement aux racines latérales et exceptionnellement dans certains groupes (Centrospermés par exemple) à des formations vasculaires supplémentaires. Le péricycle dérive du même groupe de cellules initiales que le bois, le liber et la moelle, et cette origine commune donne au « cylindre central » son individualité.

Dans la tige des Ptéridophytes l'endoderme est net, et on peut encore ici parler d'un péricycle ; on sait que bien souvent ces deux assises entourent chaque cordon libéro-ligneux, et que le terme « stèle » désigne généralement l'ensemble d'un tel cordon, de son péricycle et de son endoderme.

Il en va tout autrement dans la tige des Phanérogames. Dans le travail fondamental de Morot (*Recherches sur le péricycle chez les Phanérogames*, 1885) cet auteur a été fort embarrassé par les difficultés qu'il a éprouvées à « retrouver » le péricycle dans la tige. « La première raison, écrit-il, en est que dans la tige la délimitation entre l'écorce et le cylindre central n'est pas d'ordinaire aussi facile à établir tout d'abord que dans la racine. L'endoderme en effet, dont la présence est si commode pour distinguer ces deux régions l'une de l'autre, se montre dans la racine avec une netteté qu'on ne retrouve pas toujours dans la tige, si bien que le parenchyme cortical n'y semble être souvent que la simple continuation à travers les rayons médullaires du tissu conjonctif interne ». C'est reconnaître que le péricycle de la tige fait dans certains cas figure de tissu hypothétique dont la mise en évidence résulte d'une sorte de dosage par différence.

Le péricycle de la tige est un concept né, exactement de la même façon que les initiales de tige, de la tentation de généraliser à tous les cas une observation valable, d'une part, il est vrai, pour toutes les racines, mais d'autre part pour les tiges de Cryptogames vasculaires et de quelques Angiospermes aquatiques seulement.

Nous ne nous occuperons ici que des Dicotylédones. Chez ces plantes le péricycle de la tige est extrêmement polymorphe, et Morot a d'ailleurs montré les principales variations qu'il peut présenter. Tantôt simple et homogène comme dans la racine (notamment dans une grande partie des Gamopétales inférovariées), il est le plus souvent pluristratifié et contient des fibres sclérifiées adossées au liber, soit éparses, soit groupées en calottes épaisses coiffant les faisceaux libériens.

La nature de ces fibres a été assez discutée: Vesque les a rapportées à l'écorce, d'autres auteurs en ont fait une dépendance du liber, avant qu'à la suite de Morot on ne les ait définitivement attribuées à un péricycle ayant la valeur d'un tissu autonome.

Chez les Magnoliacées, Anonacées et Dilléniacées, le péricycle au sens des auteurs est représenté par une masse scléreuse annulaire entourant le liber, et en particulier par des amas fibreux compacts superposés aux faisceaux libériens et manquant en face des rayons médullaires. Matsuda n'emploie pas d'ailleurs le terme de péricycle, mais celui de gaîne sclérenchymateuse, et ajoute : « *I consider this sheath to be a part of the bundles, and not an independant structure lying outside them* ».

Chez les Magnoliacées, nous l'avons vu, ces amas sont doublés extérieurement d'une zone continue de cellules scléreuses plus grandes et non fibreuses, qui souvent pénètre dans la partie externe des rayons médullaires et fait corps avec les amas fibreux en constituant une gaine épaisse : c'est le « *gemischtes Sklerenchymring* » de Solereder (pl. I, phot. n° 2).

Un tel anneau hétérogène a d'ailleurs été signalé déjà par Morot dans d'autres familles : « Lorsque le péricycle renferme des îlots fibreux épars, la sclérification peut envahir le parenchyme interposé aux groupes de fibres. C'est ce qui se produit, par exemple, chez la plupart des Cupulifères, chez le *Daphne*, le *Vaccinium Myrtillus*, etc. De cette manière, le péricycle, d'abord en partie parenchymateux et en partie scléreux, se trouve plus tard remplacé par un anneau de sclérenchyme complet, mais comprenant des éléments de deux sortes, que des coupes transversales pourraient parfois laisser confondre les uns avec les autres, tandis que la distinction reste facile, lorsque, par exemple, le diamètre de ces éléments n'est pas le même, non plus que le degré d'épaississement de leurs parois. »

L'homologation à un péricycle de cet anneau tantôt discontinu et tantôt double ne va donc pas sans difficultés, et cette homologation me paraît incompatible avec ce que montre l'étude des Apocarpiques et celle d'autres groupes. Je pense qu'il faut rapporter la structure en question, partie à l'écorce, partie au liber, pour les raisons suivantes :

1° Dans les groupes où le liber secondaire forme généralement un anneau continu, les fibres se comportent de même, ou tout au moins sont réparties à peu près uniformément à la périphérie du liber (Solanacées, Schizandracées). Au contraire elles sont pratiquement toujours localisées au dos des faisceaux libériens lorsque ceux-ci sont distincts.

2° Lorsque le liber est stratifié par des couches de fibres intralibériennes (« *Hartbast* »), ces fibres ont les mêmes caractères morphologiques que celles du péricycle, ou un aspect à peine différent, et ces dernières se présentent simplement comme la plus externe des couches de liber fibreux. C'est le cas non seulement chez les Magnoliacées et les Anonacées, mais aussi chez les Tiliacées, Malvacées et Ampélidacées. K. Esau (1943) a montré que chez *Linum* les fibres dérivent du procambium de la même façon que les éléments du pro-

tophloème, et qu'elles se présentent comme un dérivé du liber ; d'après cet auteur on ne peut parler de péricycle chez *Linum*.

3° Lorsqu'il existe du liber interne, il est souvent bordé du côté intérieur (c'est-à-dire du côté tourné vers la moelle) de fibres analogues aux précédentes (Solanacées, Campanulacées) [1].

Il faudrait alors supposer l'existence d'un « péricycle interne ». Ou bien l'on admet qu'il s'est produit, au cours de la phylogénèse, une véritable migration des zones externes du cylindre central (liber et péricycle) vers la région périmédullaire, ce qui est purement hypothétique (2), ou bien alors, si l'on admet que le liber interne est une formation surnuméraire apparue *de novo*, ce qui est plus vraisemblable, il faut considérer que les fibres qui bordent ce tissu en sont une simple dépendance, et que leur apparition est induite par celle du liber dont elles seraient un tissu de soutien.

4° Dans un certain nombre de groupes, la zone dite péricyclique peut donner naissance à un cambium qui produit un anneau libéroligneux, ou à plusieurs cambiums concentriques. D'autre fois, la même anomalie prend naissance dans l'écorce. Ces anneaux ou arcs surnuméraires peuvent être accompagnés chacun d'une zone fibreuse périlibérienne (Ménispermacées par exemple). On parle généralement d'assise génératrice migratrice. Cette expression est impropre : il n'y a pas à vrai dire migration au sens propre que l'on donne à ce mot dans le développement d'une tumeur néoplasique : il y a seulement migration de l'activité prolifératrice. On pourrait ici encore envisager qu'il s'est produit au cours de l'évolution une « migration » des tissus conducteurs qui a « entraîné » des arcs péricycliques dans l'écorce. Il est beaucoup plus rationnel d'admettre que des cellules de l'écorce se différencient en arc de cambium, et que le liber que produisent ces arcs s'entoure à sa périphérie d'une couche sclérifiée.

5° Lorsque la gaine est de structure double (certaines Magnoliacées par exemple), c'est-à-dire qu'elle contient, en plus de fibres, des cellules sclérifiées, d'ordinaire plus grandes et isodiamétriques, ces dernières ont généralement les mêmes caractères que celles que l'on observe dans l'écorce, les rayons médullaires larges et la moelle des mêmes plantes. Chez les Magnoliacées, elles présentent souvent la même forme ramifiée que les sclérites de l'écorce (trichoblastes). Il s'agit donc simplement d'une zone de trichoblastes plus denses : la partie la plus interne de l'écorce se sclérifie plus abondamment,

(1) On n'a pas décrit, à ma connaissance, de liber interne stratifié ; mais rien ne s'oppose à ce qu'il en existe.

(2) Zimmermann (1938) explique de cette façon la formation de la médullostèle amphiphloïque des Fougères ; mais il n'est absolument pas prouvé que les lois de l'évolution vasculaire des Fougères s'appliquent aux Dicotylédones, comme certains auteurs paraissent l'admettre implicitement.

comme le fait souvent aussi de son côté la partie la plus externe de la moelle.

6° Dans la région moyenne du pétiole des Magnoliacées, les éléments scléreux corticaux sont généralement absents ; la gaine fibreuse au contraire est épaisse et continue (les faisceaux sont eux-mêmes très rapprochés). Par contre à la base du pétiole, il arrive souvent que les fibres ne se lignifient pas et restent à l'état collenchymateux, souvent avec des parois minces, tandis que les faisceaux sont immergés dans une masse compacte de trichoblastes, continue de la moelle à l'écorce. Il existe ainsi un certain « balancement » entre ces deux tissus, ce qui est une indication supplémentaire du fait qu'ils représentent deux formations d'origine différente, mais peuvent concourir à un même effet de protection mécanique des tissus conducteurs, ou se suppléer dans ce rôle.

7° Enfin des fibres apparaissent dans quelques cas à la périphérie de la moelle, contre le bois primaire. Chez les Schizandracées, elles sont peu distinctes en coupe transversale des autres sclérites périmédullaires. Par contre j'en ai observé de très nettement reconnaissables dans les pédicelles fructifères des baies de *Xylopia* et dans les faisceaux corticaux à orientation inverse du *Chimonanthus* (Calycanthacées) : dans ces deux cas leur diamètre croît lorsqu'on s'éloigne du pôle ligneux et l'ensemble présente en coupe transversale une fausse apparence de bois mésarche.

En définitive, la présence d'un péricycle constituant un tissu autonome, une sorte de « feuillet » au sens de l'embryologie, paraît impossible à admettre dans la tige des Dicotylédones ; ce qui n'enlève d'ailleurs rien à la valeur des nombreuses observations que beaucoup d'auteurs, et Morot en particulier, ont accumulées sur ce sujet, et ne signifie nullement que l'étude de cette région perde de son intérêt. Mais il me semble plus simple et plus conforme aux faits de remplacer la définition habituelle par la suivante :

« *Les régions qui entourent les faisceaux libéro-ligneux de la tige, et qui comprennent la partie externe de la moelle d'une part, les assises bordant extérieurement le liber d'autre part, possèdent des propriétés histologiques particulières en rapport avec la proximité du tissu vasculaire. Nous désignerons ces régions respectivement sous le nom de « zone périmédullaire » et « zone périlibérienne ».*

En l'absence d'une délimitation précise entre une écorce et un cylindre central dans la tige, la zone périlibérienne n'a pas de définition topographique précise. Elle peut donner naissance à des amas fibreux analogues à ceux du liber, à des formations conductrices surnuméraires, ou

à des racines adventives. La zone périmédullaire possède les mêmes propriétés (à l'exclusion du pouvoir rhizogène).

Les régions semblablement situées de la racine peuvent être le siège des mêmes formations (1) ; mais ici la zone périlibérienne coïncide avec une assise unique, et bien définie, séparée de l'écorce par un endoderme, et appelée péricycle ».

Le déterminisme des différenciations dont il vient d'être question paraît donc lié davantage à des raisons physiologiques qu'à des propriétés prédéterminées des tissus : ainsi la localisation des fibres est liée à celle du liber, et l'apparition des racines adventives se fait dans la racine en face des pôles ligneux. Expliquer ces formations et leur localisation par des propriétés intrinsèques d'un *péricycle* commun à la racine et à la tige imposerait au contraire deux conditions supplémentaires jusqu'ici purement hypothétiques : l'hétérogénéité cytologique de ce péricycle et l'existence dans certains cas d'un péricycle interne ou migrateur.

B. — *Structure du point végétatif et différenciation de la tige*

La structure du point végétatif des Angiospermes a été très discutée, car elle diffère notablement suivant le matériel étudié. Les premières recherches ont porté sur des plantes aquatiques (*Elodea*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Hippuris*, *Utricularia*) et ont conduit à des conclusions contradictoires, une partie des auteurs voulant y voir trois cellules initiales comme dans la racine, et les autres une seule initiale comme dans les tiges de Ptéridophytes.

Les premières recherches d'ensemble ont été faites par Hanstein (1870) sur les points végétatifs des embryons, et par Douliot (1890) sur les plantes adultes, chacun travaillant sur une cinquantaine de genres ; ils ont conclu à l'existence de trois cellules initiales (parfois deux) sauf chez les Gymnospermes où il n'y en a qu'une. Van Tieghem (traité de Botanique, 1891) décrit trois initiales chez le *Ceratophyllum*, donnant respectivement l'épiderme, l'écorce et le cylindre central ; mais il indique que la généralité de cette structure est douteuse. Par la suite, on a très généralement admis que le sommet végétatif comprend trois massifs initiaux, donnant trois « méristèmes primaires » dont le devenir est le même que dans le *Ceratophyllum*, et nommés respectivement dermatogène, périblème et plérome.

Pour Schmidt (1928) le point végétatif est construit tout différemment. Il comprend une masse centrale, le *corpus*, qui donne nais-

(1) On sait qu'il existe dans la moelle et dans le péricycle de certaines racines des formations libéroligneuses surnuméraires (Centrospermées et Liliacées, par exemple).

sance à la moelle, et une calotte hémisphérique, la *tunica*, qui produit le tissu vasculaire et l'écorce. Cette structure a été observée aussi bien chez les Gymnospermes que chez les Angiospermes. Certains auteurs admettent en outre que la couche externe de la tunica est un dermatogène distinct qui produit l'épiderme.

L'architecture du point végétatif dans tous les groupes étudiés ici est conforme à ce type général : on reconnaît toujours un corpus terminant la moelle, recouvert d'une tunica généralement à 4-5 assises (parfois 6-7 : *Illicium*).

Les différences d'une famille à l'autre sont très minimes. Toutefois chez les Anonacées le cône végétatif proprement dit, c'est-à-dire la partie nue au-dessus des plus jeunes primordiums foliaires, a une forme convexe, alors qu'il est en cône surbaissé dans les autres types étudiés.

Il n'y a aucune différence essentielle non plus par rapport aux autres groupes de végétaux vasculaires. Nous avons vu qu'il est assez fréquent, surtout chez les Magnoliacées, que le sommet du corpus soit peu distinct de la partie centrale de la tunica (voir photographie n° 3). Il y a plutôt un méristème terminal indivis qui est bordé à sa face inférieure par le corpus et sur ses faces latérales par la tu-

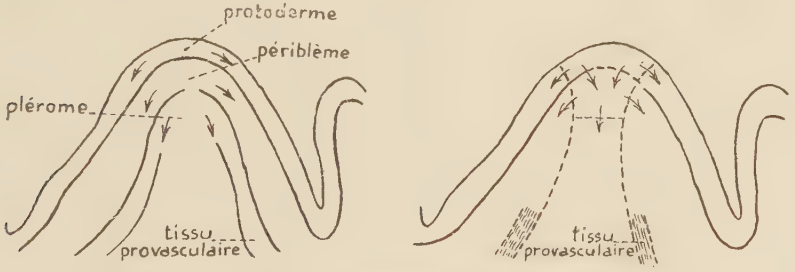


Fig. 114. — Structure schématique d'un point végétatif :
a) (à gauche), suivant Strasburger et les anciens auteurs : trois couches initiales distinctes ;
b) (à droite), suivant les auteurs récents : massif terminal indivis donnant naissance aux divers tissus (D'après Cross, 1942).

nica. Le même fait a été décrit par Cross chez *Cunninghamia lanceolata* (1942) (fig. 114 *b*) qui d'après lui aurait le point végétatif « le moins stratifié » parmi les Gymnospermes qu'il a étudiées, et pour cette raison peut-être le plus primitif. J'ai recherché si le point végétatif des Magnolias étaient moins stratifié que celui des autres Angiospermes ; en comparant mes préparations avec les microphotographies publiées par divers auteurs à propos de familles plus évoluées, je n'ai pas constaté de différence appréciable.

Nous avons vu plus haut l'existence d'un méristème annulaire et d'un anneau prodesmogénique dans le point végétatif des Magnoliacées. Ces structures ont été mises en évidence respectivement par Louis (1936) et par Plantefol (1947) sur des matériels assez divers ; leur existence est probablement générale, mais je n'ai pu, faute d'un matériel suffisant, l'établir chez les Anonacées et les Dilléniacées.

L'ontogénie de l'appareil conducteur dans les groupes étudiés ici est, elle aussi, conforme au type général mis en évidence par les travaux récents. Comme nous l'avons vu, les anciens auteurs attribuaient la formation de la stèle à la partie périphérique du plérome (corpus), alors qu'il semble maintenant établi qu'elle tire son origine de la partie interne de la tunica. Van Thieghem avait déjà signalé (*Traité de Botanique*) que les premiers vaisseaux apparaissent dans la région nodale des feuilles ; de ce point la différenciation progresse vers le bas et vers le haut, dans l'entre-nœud supérieur et inférieur. Mais une confusion a été fréquemment faite entre cette différenciation nodifuge des vaisseaux et la différenciation du procambium qui leur donne naissance, et là encore les vues des auteurs divergent. Pour Grégoire, le procambium naît dans l'ébauche foliaire, et de là progresse à la fois vers le bas à travers le « soubassement foliaire », jusqu'à rejoindre la stèle en formation, et vers le haut à mesure que la feuille s'accroît. Par contre, Cross a établi chez les Gymnospermes et K. Esau sur *Linum perenne* que le procambium croît en direction « acropète » de la tige vers la feuille. Chez les Magnoliacées et les Anonacées j'ai constaté que le procambium des feuilles, des bourgeons axillaires et des pièces florales est toujours, dès qu'il est reconnaissable, en connection avec la stèle. (Il n'y a pas à ce point de vue de différence fondamentale entre la pousse végétative et la fleur, comme le dit Grégoire). Toutefois il est difficile de dire avec précision quand un tissu cesse d'être *prodesmogenique* et devient *procambial* ; la transformation est progressive et peut se faire plus ou moins tôt d'un matériel à l'autre. Seule, la cytologie pourrait apporter une réponse rigoureuse. Par contre l'apparition des vaisseaux eux-mêmes est toujours brusque ; dans toutes les familles que j'ai étudiées elle est typiquement nodifuge.

Pendant que se forme le tissu conducteur, moelle et écorce subissent une évolution parallèle, un peu plus rapide pour la moelle, mais qui conduit finalement à un parenchyme ayant les mêmes caractères et contenant les mêmes dérivés (poches sécrétrices, trichoblastes scléreux) ; la moelle et l'écorce se trouvent d'ailleurs en contact par les rayons médullaires qui résultent de la parenchymatisation des espaces interfasciculaires de l'anneau prodesmogénique. Schémati-

quement, nous pouvons résumer la différenciation de la tige en disant qu'elle naît d'une masse méristématique indivise, plus active sur ses bords qui forment les ébauches foliaires, et qui se transforme plus bas en un tissu de fond relativement homogène (moelle + écorce) où se différencient des faisceaux distincts, secondairement réunis par un cambium. L'étude du point végétatif confirme les conclusions déjà formulées à propos du « péricycle » : il n'y a pas, dans l'ontogénie de la tige des Angiospermes primitives étudiées ici, ni vraisemblablement dans les Phanérogames en général, de territoires géométriquement délimités par des origines à partir d'histogènes distincts et assimilables aux feuillets de l'embryologie animale.

Nous allons examiner maintenant ce que devient la structure de la région nodale dans la plante adulte, et essayer d'en tirer des conséquences d'ordre systématique et phylogénique.

C. — *Evolution de la structure nodale*

Dans les descriptions anatomiques qui font l'objet des chapitres III à VII, une attention particulière a été accordée à l'étude du mode de raccord entre le pétiole et la tige. Il y a à cela deux raisons : le petit nombre de données existant sur ce point et l'importance considérable que des recherches d'orientation diverse s'accordent à lui reconnaître, du point de vue anatomique, systématique et phylogénique.

Acqua a le premier cherché à faire une enquête générale (in Malpiglia, 1885) sur le nœud des Angiospermes, et montré l'existence de trois types très répandus correspondant respectivement à 1, 3, et 5 faisceaux, et de quelques types plus compliqués mais aussi plus rares. Worsdell a, nous l'avons vu, examiné ensuite (1908) quelques espèces de Magnoliacées et d'Anonacées. Mais le mémoire de Sinnot (in *Amer. Jour. of. Bot.* 1914) demeure encore aujourd'hui le seul travail de portée générale qui concerne la structure nodale des Dicotylédones, aussi devons-nous l'analyser brièvement.

Après avoir rappelé que les organes ou régions du végétal considérés comme conservateurs sont la racine, la fleur, la plantule, la feuille et le nœud, Sinnot remarque que, si la structure du pétiole est assez constante dans certaines familles, celle du nœud manifeste une stabilité plus grande encore, qu'elle est constante à l'intérieur de la plupart des familles et paraît presque complètement indépendante des dimensions et du mode de fixation de la feuille. C'est ainsi que la feuille pennée des Ombellifères reçoit de la tige un nombre élevé de faisceaux, tandis que les feuilles de *Juglans* et de *Fraxinus*, très semblables à elle comme forme et comme dimensions, reçoivent respectivement 3 et 1 faisceaux. La grande feuille de *Catalpa* a une trace unifasciculée, la petite feuille de Polygonacée une trace très compliquée. En ce qui concerne plus particulièrement les Magnoliacées, ce point a été discuté dans le chapitre précédent.

Sinnot pense d'autre part que le type primitif est une trace comportant trois faisceaux et trois lacunes, et cite comme exemple les Pipérales, Salicales, Juglandales, Fagales, une partie des Rosales et des Ranales. Le type évolué serait représenté au contraire par une trace unilacunaire, comme chez les Centrospermées et la plupart des Gamopétales. Enfin chez certains groupes, l'évolution aurait suivi un processus opposé, le nombre de traces s'élevant jusqu'à une quinzaine : Ombellifères, Polygonacées. Suit un inventaire des ordres et des principales familles, avec l'indication de leur type nodal, véritable catalogue très utile à l'anatomiste, mais qui doit être complété et parfois rectifié. C'est cette révision que j'entreprendrai ici dans les Apocarpiques et quelques-uns de leurs groupes satellites.

Dans une centaine d'espèces, comprenant notamment 40 Magnoliacées et Schizandracées, 20 Anonacées et 20 Dilléniacées, j'ai suivi complètement la course des faisceaux foliaires, depuis leur émergence de la stèle de la tige jusque dans la nervure médiane du limbe. J'ai exposé en détail dans les chapitres qui précèdent les résultats de cette étude ; nous allons maintenant tenter d'en dégager les conséquences, à la fois pour la définition des groupes naturels en systématique et pour la recherche du lien phylogénique entre ces groupes.

I. — Valeur systématique de la structure nodale

Mes observations se trouvent résumées dans le tableau ci-dessous ; le chiffre indiqué à la suite de chaque nom de genre est le nombre de lacunes ménagées dans la stèle de la tige par les faisceaux émergents.

Elmerillia Kmeria	9	Anonacées (20 espèces, 12 genres)	3
Manglietia Magnolia Talauma	9 ou 7	Dillenia Schumacheria Wormia	7 à 17
Liriodendron Alcimandra Pachylarnax	7	Davilla Curatella	5
Michelia	5 ou 3	Tetracera Hibbertia (incl. Candollea Adrastea Cyclandra)	3
Schizandra Kadsura Illicium Euptelea	1	Actinidia Saurauja	1
Cercidiphyllum	3	Pittosporacées	3
Paeonia	5 ou 3	Bixa	3

Ces résultats s'écartent notablement de ceux qu'indiquait Sinnot pour chacune des trois familles principales : Magnoliacées, Anonacées, Dilléniacées. En premier lieu, la famille des Anonacées, la plus importante numériquement, possède un nœud toujours trilacunaire, du moins si l'on accepte une généralisation fondée sur l'identité de structure des 20 espèces que j'ai étudiées (appartenant à 12 genres et à toutes les tribus) et des quatres espèces examinées par Worsdell ; or Sinnot indiquait ce nœud comme unilacunaire. En second lieu, si à l'intérieur des groupes naturels que constituent les Anonacées d'une part, l'ensemble Schizandracées-*Illicium*-*Euptelea* d'autre part, la structure est très uniforme, il n'en va pas de même des Magnoliacées et des Dilléniacées, où la variabilité est beaucoup plus grande que ne l'indique Sinnot. Cette diversité est-elle l'indice d'une hétérogénéité véritable ? Il paraît impossible de l'admettre pour les Magnoliacées, car la partie centrale de la trace pétiolaire et la vascularisation des stipules sont rigoureusement fixes et identiques dans les différents genres, et d'ailleurs l'homogénéité de cette famille, reconnue dès l'origine, n'a jamais été mise en doute. Il n'en va pas de même pour les Dilléniacées. Nous avons vu (Chap. I) combien la définition de cette famille avait été laborieuse et sujette à variation. Le genre *Actinidia* en faisait autrefois partie, c'est la raison pour laquelle Sinnot indique comme type nodal 3 et 1, 1 se rapportant à *Actinidia* et 3 aux Dilléniacées vraies. En fait, j'ai constaté que dans la tribu des Dilléniées le nombre des lacunes est beaucoup plus grand, et s'élève jusqu'à 17. Nous avons vu aussi que cette tribu diffère des deux autres par quelques caractères histologiques, tels que la production du liège dans l'écorce externe comme chez les Magnoliacées. Mérite-t-elle d'être séparée en une famille distincte ? Il ne semble pas, car dans la mesure où l'anatomie florale est connue, elle est comparable dans les trois tribus. Tout au moins devons-nous considérer les Dilléniacées comme « une famille par enchaînement » d'une hétérogénéité comparable à celle des Renonculacées.

II. — Valeur phylogénique de la structure nodale

a) *L'évolution à l'échelle des Dicotylédones*

Dans la classification d'Engler, qui était à peu près universellement admise à l'époque des recherches de Sinnot, les Gamopétales occupaient déjà le haut de l'échelle, mais les Amentacées par exemple étaient au contraire regardées comme un groupe de base. La phylogénie des Dicotylédones a subi depuis de notables variations, notamment par l'introduction du système d'Hutchinson (1926). Rappelons que pour ce dernier les Gamopétales et les Apétales constituent

deux groupes de convergence polyphylétiques, dérivés tous deux des Dialypétales, ces dernières étant d'autre part séparées dès leur base en deux grands ensembles : le premier, où domine le port arborescent, est supposé avoir sa souche dans les Magnoliacées ; le second, à port herbacé prédominant, dériverait des Renonculacées.

Ce système est fondé sur une étude approfondie des caractères morphologiques et de la distribution géographique des différentes familles. Récemment (1939) dans une étude de l'histologie du bois des Moracées et des groupes affines (Hamamélidacées, Cunioniacées, etc...) Tippo a montré que ses propres résultats étaient, à quelques retouches près, en plein accord avec le schéma proposé par Hutchinson. D'autres études anatomiques, portant sur des groupes plus restreints, ont apporté des confirmations analogues. Nous allons ici confronter les données fournies par Sinnot avec cette classification et rechercher si les deux phylogénies proposées sont compatibles.

Dans le tableau suivant (fig. 115, p. 130) qui reproduit exactement la classification d'Hutchinson, j'ai porté à côté de chaque groupe les chiffres se rapportant à la structure nodale. Le caractère évolué du type unilacunaire apparaît nettement : il est localisé surtout dans les « fins de phylum ». Le cas du nœud multilacunaire paraît par contre très douteux, car s'il se rencontre dans quelques « fins de phylums » (Ombellifères, Astérales, Polygonacées) il se trouve aussi dans divers groupes primitifs (Ranales, Berbéridales, Magnoliales, Dilléniales). Quant au type trilacunaire il est de beaucoup le plus fréquent (sauf chez les Gamopétales), mais il est aussi très souvent associé au type pentalacunaire, ce qui paraît avoir été négligé par Sinnot ; ces deux types 3 et 5 semblent correspondre aux groupes de degré moyen d'évolution.

b) *L'évolution à l'échelle des Apocarpiques*

Si nous envisageons maintenant d'une manière plus détaillée le groupe des Apocarpiques, nous arrivons à des conclusions analogues. Tous les types nodaux sont représentés dans les Magnoliales. Le type « 3 », le plus répandu, est représenté dans les groupes d'évolution moyenne : Anonacées, une partie des Dilléniacées et des familles dérivées de ces dernières (Pittosporacées, Bixacées.) Le type « 1 » se trouve au contraire dans les formes spécialisées où il va de pair avec d'autres caractères évolutifs : il en va ainsi dans les familles des Lauracées, Monimiacées, Ebénacées, Schizandracées et Actinidiacées, où la diœcie est de règle, et dont les deux premières sont en outre inferovariées. Dans aucune il n'existe de nœud multilacunaire ; ce dernier est l'apanage des seules Magnoliacées et Dilléniacées, c'est-à-dire des groupes-souches. Et ainsi apparaît *une contradiction for-*

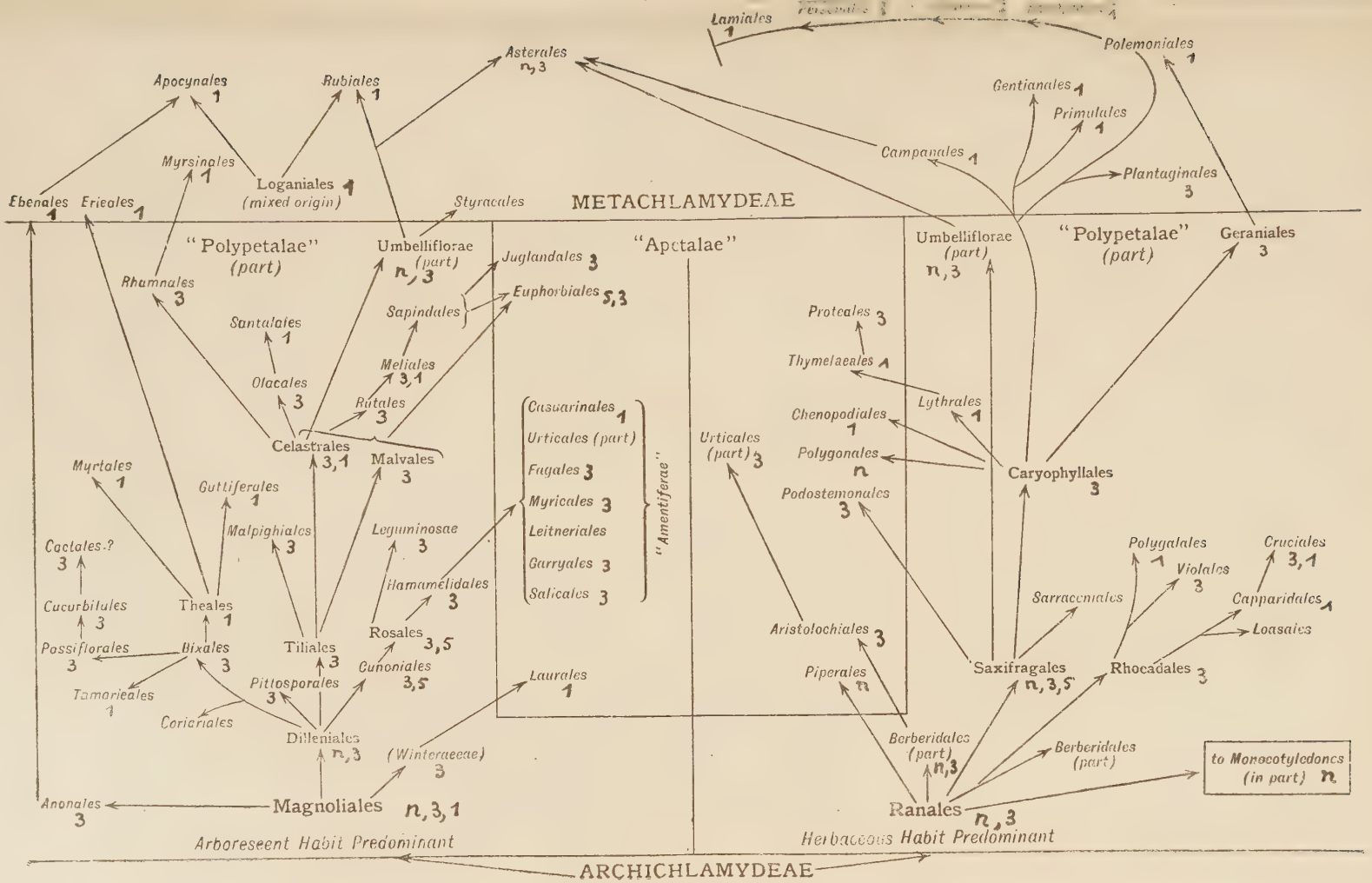

Lamiales 1
Polemoniales 1
Asterales n,3
Apocynales 1
Rubiales 1
Gentianales 1
Primulales 1
Campanales 1
Myrsinales 1
Loganiales 1 (mixed origin)
Plantaginales 3
Ebenales 1
Ericales 1
Styracales
METACHLAMYDEAE
"Polypetalae" (part)
Umbelliflorae (part) n,3
"Apetalae"
Umbelliflorae (part) n,3
"Polypetalae" (part)
Geraniales 3
Rhamnales 3
Juglandales 3
Euphorbiales 5,3
Sapindales
Santalales 1
Proteales 3
Thymelaeales 1
Meliales 3,1
Olacales 3
Rutales 3
Casuarinales 1
Urticales (part)
Fagales 3
Myricales 3
Leitneriales
Garryales 3
Salicales 3
"Amentiferae"
Urticales (part) 3
Chenopodiales 1
Lythrales 1
Polygonales n
Celastrales 3,1
Malvales 3
Podostemonales 3
Caryophyllales 3
Myrtales 1
Guttiferales 1
Malpighiales 3
Leguminosae 3
Polygalales 1
Violales 3
Cruciales 3,1
Cactales-? 3
Hamamelidales 3
Sarraceniales
Capparidales 1
Cucurbitales 3
Theales 1
Loasales
Aristolochiales 3
Rosales 3,5
Passiflorales 3
Bixales 3
Tiliales 3
Saxifragales n,3,5
Rhocadales 3
Piperales n
Tamaricales 1
Pittosporales 3
Cunoniales 3,5
Laurales 1
Coriariales
Dilleniales n,3
Berberidales (part) n,3
Berberidales (part)
to Monocotyledons (in part) n
(Winteraceae) 3
Anonales 3
Magnoliales n,3,1
Ranales n,3
Arboreseent Habit Predominant
Herbaceous Habit Predominant
ARCHICHLAMYDEAE

FIG. 115.

melle : Ou bien il nous faut rejeter l'hypothèse de Sinnot, et il reste alors à réviser l'interprétation de tous les faits qui l'y ont conduit ; ou bien il faut renoncer à placer les Magnoliacées à la base des Angiospermes et remettre en question, par contre-coup, tout un ensemble de déductions tirées de l'anatomie comparée et de la paléontologie.

J'ai d'abord pensé que le seul moyen d'éviter le dilemme était d'admettre que les *Magnolia* et les *Dillenia* représentaient des formes évoluées, encore certes très voisines de la souche primitive, mais constituant des rameaux latéraux, des sortes de culs-de-sac ; entre autres conséquences, il faudrait alors renoncer à faire dériver les Anonacées des Magnoliacées (ou peut-être même envisager la filiation inverse.) C'est à l'intérieur même des familles qu'il nous faut maintenant rechercher la solution.

c) *L'évolution à l'intérieur des Magnoliacées et des Dilléniacées*

Pour cela il fallait un critérium d'évolution susceptible d'être exprimé numériquement et de permettre ainsi un classement précis des genres. Je me suis adressé à l'histologie du bois, pour deux raisons :

1° Elle est relativement bien connue dans les Apocarpiques, notamment par les travaux de Groppler, Mac Laughlin, Hitzemann, Lemesle ;

2° Les multiples recherches qui lui ont été consacrées dans l'ensemble des végétaux vasculaires s'accordent toutes à reconnaître un certain nombre de caractères évolutifs que nous pouvons résumer ainsi :

Les vaisseaux se raccourcissent progressivement ; en même temps, leur diamètre augmente, ainsi que l'épaisseur de leurs parois. D'anguleuse, leur section transversale devient ronde. Les parois terminales sont d'abord très obliques par rapport à l'axe des vaisseaux, puis deviennent franchement transversales ; leur perforation est d'abord scalariforme, puis le nombre des « barreaux » se réduit, et il ne reste plus finalement qu'un orifice unique. Les ponctuations des parois latérales sont d'abord scalariformes, puis circulaires. Les éléments de soutien évoluent du type « trachéide » vers le type « fibre-trachéide » puis « fibre-libriforme », tandis que leur longueur diminue. Les vaisseaux et les cellules du parenchyme ligneux sont d'abord dispersés dans la masse des fibres, puis se groupent. Les rayons ligneux se modifient également, mais le processus en est encore fort discuté.

De tous ces caractères, celui qui paraît le plus propre à fournir le critérium *numérique* dont nous avons besoin est le mode de perforation des cloisons terminales des vaisseaux du bois secondaire. Dans

les Anonacées, les Lauracées (et les « Apocarpiques herbacées » : Renonculacées, Berbéridacées, Ménispermacées), la perforation est complète, les vaisseaux sont « parfaits ». Par contre, ce type de vaisseaux est inexistant ou rare chez tout le reste des Polycarpiques, où il est remplacé par des vaisseaux à perforation scalariforme : JEFFREY (1917) a montré que ce caractère est une survivance archaïque, qui persiste d'ailleurs dans quelques ordres plus évolués : Hamamélidales, Fagales.

Dans les Magnoliacées, le nombre des « barreaux » s'établit comme suit :

Manglietia	30 à 40	Magnolia	5 à 20
Kmeria	15 à 25	Aromadendron, Michelia	3 à 10
Liriodendron, Talauma	10 à 25		

Il décroît donc dans le même sens que la complication du nœud.

Si nous considérons plus particulièrement le genre *Michelia* nous trouvons, outre le petit nombre de perforations, tout un groupe d'autres caractères évolutifs : la fleur, terminale dans l'ensemble de la famille, est ici axillaire, les étamines sont peu nombreuses et unifasciculées ; plusieurs espèces sont des buissons et non des arbres. Or, c'est dans ce genre que nous trouvons les nœuds et les pétioles les plus simples : 5 faisceaux nodaux en général, 3 seulement chez *Michelia Yunnanensis* ; sur une coupe cette dernière espèce est indiscernable d'une Anonacée (d'autant plus que les caractères histologiques sont très voisins). Le nœud trilaculaire et la perforation simple des Anonacées semblent précisément venir terminer la série.

De la sorte, si nous voulons accorder l'histologie du bois, l'anatomie de la fleur, et la filiation des Anonacées à partir des Magnoliacées, il faut nécessairement admettre que la structure nodale dans cette dernière famille constitue une *série régressive*, c'est-à-dire que le type multilacunaire est un caractère primitif en voie de réduction.

Passons aux Dilléniacées. Il existe peu de renseignements sur le bois ; d'un travail déjà ancien (HITZEMAN, 1886) nous extrayons les chiffres suivants :

Dillenia speciosa	15 à 60	Davilla brasiliana	7
Candollea tetrandra	10	Tetracera euryandra	0
C. cuneiformis	20 à 38	T. madagascariensis	0
Hibbertia scandens	12		
H. grossulariaefolia	12		

Ici encore, à un nœud trilacunaire correspond la perforation simple (*Tetracera*), alors que le nœud le plus compliqué se rencontre

dans le genre *Dillenia* où le nombre de barreaux est le plus élevé, où la fleur est grande, terminale et à pièces nombreuses. Une étude plus poussée mettrait probablement en évidence, ici encore, une série régressive que laissent deviner ces quelques exemples ; mais nous ne disposons pas encore d'assez de documents pour l'affirmer d'une manière certaine.

* * *

En résumé, l'hypothèse d'un nœud multilacunaire dérivé et non primitif, en impliquant pour les genres *Magnolia* et *Dillenia* une position évoluée, se heurterait à quatre ordres de faits :

1° La morphologie de la fleur de *Magnolia* considérée comme primitive par tous les auteurs (et également en conclusion de ce travail, sous quelques réserves qui seront exposées plus loin).

2° La paléontologie, qui montre que ce genre est d'origine très ancienne et l'un des premiers apparus parmi les Angiospermes ;

3° L'anatomie du bois, incontestablement archaïque ;

4° Le systématique, qui rapproche les deux genres au point que les *Dillenia* ont été longtemps placés dans les Magnoliacées. Il est difficile de renier ces affinités et d'exiler ces deux genres en « bout de chaîne » dans deux séries phylétiques différentes.

A l'intérieur des groupes étudiés ici, la conclusion de Sinnot paraît donc insoutenable. Il nous faut par conséquent procéder à une révision des faits qui l'ont conduit à cette conclusion. Ce sont, d'une part la présence de formes multilacunaires dans des groupes paraissant évolués : Ombellifères, Polygonacées (j'ajouterai aussi : certaines Moracées et Saxifragacées) ; d'autre part, le type trilacunaire des plantules (J'ajouterai : et de la plupart des pièces florales).

Touchant le premier point, nous allons discuter deux exemples celui des Ombelliflores et celui des Figuiers.

Gaussen a montré que dans la feuille des Ombellifères se présentent des exemples de « surévolution », c'est-à-dire d'une évolution d'un type spécial aboutissant à la réalisation de formes qui ressemblent à des types primitifs. Ainsi la feuille entière de *Bupleurum* serait l'aboutissement d'une longue évolution dont les termes moyens seraient des feuilles composées.

Il serait logique, me semble-t-il, de supposer une évolution analogue pour la famille parallèle, les Araliacées (1) dont la feuille est peut-être un organe

(1) D'après Sinnot, les Ombellifères auraient un nœud complexe tandis que les Araliacées, plus primitives, seraient pentalacunaires. Chez les Araliacées que j'ai examinées (*Aralia*, *Oreopanax*) j'ai trouvé un nombre de lacunes égal ou supérieur à 7 ; c'est d'ailleurs un fait d'intérêt secondaire, d'autant plus que pour Hutchinson les Ombellifères appartiennent aux Dialypétales herbacées et les Araliacées aux Dialypétales arborescentes et qu'il s'agirait plutôt de deux familles-sœurs unies dans l'ordre diphylétique des Ombelliflores.

complexe provenant de la soudure de plusieurs unités. On sait depuis longtemps que beaucoup d'Araliacées ont une tige normale avec plusieurs rangs de faisceaux médullaires ou corticaux ; or le pétiole présente très souvent les mêmes anomalies que la tige, au point que les auteurs qui ont étudié ce groupe n'ont pu décider si certains fragments d'herbier appartenaient à des tiges ou à des pétioles, et quelques erreurs paraissent même s'être introduites de cette façon. Le « pétiole » des Araliacées est peut-être en réalité un axe correspondant à la concrescence de plusieurs pétioles à la base d'un limbe surévolué d'origine complexe. (Rappelons, par exemple, que chez certaines Solanées il existe des « hampes florales » complexes qui proviennent de la soudure de pédoncules et de bractées décurrentes sur ces derniers.)

D'ailleurs d'après Hutchinson, les Ombelliflores seraient apparentées aux Composées et aux Rubiacées ; or la famille des Composées présente dans son organisation florale une évolution polycyclique nette ; c'est à un processus de surévolution qu'il faudrait aussi rapporter, me semble-t-il, la soudure des ovaires de fleurs voisines chez certaines Rubiacées, ainsi que la structure homoxylée du bois des Ipécas dont Lemesle a récemment montré qu'elle était très différente de celle des Winteracées et des Trochodendracées.

Une morphologie foliaire très comparable à celle des Magnolias se rencontre chez les *Ficus* du groupe *F. elastica*, *F. rubiginosa* où la paire de stipules est soudée autour du bourgeon qu'elle coiffe d'un étui complet et caduc, et où l'insertion de l'ensemble feuille-stipules entoure complètement la tige.

Nous retrouvons dans les connexions vasculaires de cet ensemble l'essentiel de la structure nodale des Magnolias (analogie que G. Colomb (1887) avait déjà signalée) : un nœud multilacunaire comprenant une dizaine de faisceaux très distants les uns des autres, un gros faisceau médian, des faisceaux latéraux qui produisent les arcs latéraux du pétiole et qui émettent des branches stipulaires, enfin des faisceaux proprement stipulaires qui naissent à l'opposé du faisceau médian.

Cependant « les Moracées représentent une famille très spécialisée fixant les caractères fondamentaux des Urticales sous une forme si différenciée que toute évolution à partir de ce groupe est certainement exclue » (Mangenot, 1945).

Si la position systématique assignée au genre *Ficus* est légitime, il y a donc là un curieux cas de convergence avec le genre *Magnolia* qui est à un degré d'évolution très différent. Je le signale ici, parce qu'il me paraît d'une interprétation difficile, qui nécessiterait tout d'abord une étude comparée des divers *Ficus*, pouvant établir la position phylogénétique de ce genre à l'intérieur des Moracées. Il est à remarquer que chez les Figuiers également la surévolution florale est générale. Les conclusions tirées de leur appareil végétatif sont donc suspectes, au même titre que pour les Araliacées.

De même, le Ricin a un nœud multilacunaire, mais appartient à la famille des Euphorbiacées qui est surévoluée.

Nous sommes donc obligés d'admettre que le nœud multilacunaire peut avoir deux origines différentes et représenter, suivant les groupes, une structure très primitive ou au contraire surévoluée ; des faits analogues ne sont d'ailleurs pas isolés.

C'est ainsi que les Mammifères jurassiques primitifs avaient 44 dents ; les Primates, types de spécialisation moyenne, en ont 36 ou 32 et les Proboscidiens, ordre très spécialisé, 4 seulement. Pourtant le dauphin ou le cachalot ont une denture très nombreuse ; la série augmentative des Cétacés n'est pas incompatible avec la marche générale de l'évolution des autres Mammifères qui correspond à une réduction de la denture.

L'existence assez générale d'un nœud trilacunaire dans les pièces florales et les plantules, — même celle des Magnoliales — ne paraît pas non plus être un obstacle à l'interprétation proposée ici. Nous verrons ultérieurement le cas des pièces florales, et en particulier, le doute qui pèse sur leur homologie foliaire. En ce qui concerne la plantule, le cotylédon est un organe trop spécialisé physiologiquement pour que son mode de raccord à l'axe hypocotylé puisse avoir une réelle valeur phylogénique. Pour reprendre notre comparaison avec les Mammifères, c'est chez ces derniers la dentition définitive, et non la dentition lactéale, qui a été utilisée pour établir la classification.

* * *

Au terme de cette longue discussion, je propose de résumer ainsi qu'il suit l'évolution de la structure nodale :

1° Chez les types les plus primitifs, le pétiole se raccorde à la tige par un nombre de faisceaux assez élevé, supérieur à 5 (Magnoliacées) ;

2° Chez les types de degré moyen d'évolution, le nœud est trilacunaire ou pentalacunaire (Anonacées, Pæoniacées) ;

3° Chez les types les plus évolués, le nœud est unilacunaire ; le faisceau émergent unique peut d'ailleurs se diviser dès son origine (Schizandracées, Euptéléacées) ;

4° Enfin, dans certains groupes dont le caractère évolué est certain ou probable, un processus de surévolution aboutit à la constitution d'une structure nodale complexe, qui est analogue à celle des types primitifs, mais que la loi d'irréversibilité empêche de considérer comme l'homologue exact de cette dernière.

CHAPITRE X

INTERPRÉTATION DES STRUCTURES FLORALES

Le principal intérêt de l'étude des Magnoliacées et des groupes affines réside dans le fait que ces plantes sont considérées comme les plus primitives parmi les Angiospermes actuellement vivantes, et que par conséquent l'interprétation de leur fleur doit être logiquement liée au problème de l'apparition de l'angiospermie, c'est-à-dire de l'origine du carpelle. Aussi est-il paradoxal que l'étude de la fleur des Magnoliales ait toujours été limitée à des considérations de morphologie externe, alors que l'on a examiné en détail la structure interne de la fleur dans d'autres groupes qui par leur position plus évoluée étaient moins susceptibles d'éclaircir le débat. C'est un véritable débat en effet qui est ouvert sur la nature du carpelle, et, dans une certaine mesure aussi, de l'étamine. La théorie de l'origine foliaire des pièces florales, dite théorie de la métamorphose, admise pendant longtemps comme l'un des points fondamentaux de l'anatomie végétale, a donné matière, surtout depuis une vingtaine d'années, à de nombreuses controverses.

Je me suis efforcé dans une publication antérieure (1946) de donner de cette question un exposé aussi complet et aussi objectif que possible, n'ayant rencontré, dans l'abondante bibliographie que j'avais eu à consulter sur ce sujet, aucune mise au point qui envisageât le problème sous tous ses aspects principaux.

Jugeant inutile de reproduire ici *in extenso* cet exposé, je n'en donnerai que certaines parties, détaillant davantage les points qui sont directement en rapport avec les groupes envisagés dans le présent travail, et résumant les autres ; puis je discuterai dans la deuxième partie de ce chapitre les apports nouveaux fournis par les Apocarpiques que j'ai étudiées.

A. — *Le problème des sporophylles chez les Angiospermes*

I. — Origine de la théorie de la métamorphose

Enoncée au XVIII[e] siècle, par Friedrich Caspary Wolf (1764), puis par Gœthe (1790), l'hypothèse d'une origine foliaire des pièces flo-

rales fut reprise et développée dans les travaux de DE CANDOLLE (1819), qui créa pour désigner la feuille ovulifère le terme de carpelle. Purement intuitive à l'origine, l'idée que les diverses parties d'une fleur sont des feuilles modifiées devait être peu à peu étayée par tout un faisceau d'observations dans les domaines les plus divers de la Botanique.

Nous allons rappeler les principaux de ces faits dont la description détaillée figure dans tous les traités :

a) MORPHOLOGIE FLORALE. — Chez diverses plantes, passage progressif des feuilles aux bractées et aux sépales, le long de la tige florifère (Pivoine), puis des sépales aux pétales et aux étamines, en allant de l'extérieur vers le centre de la fleur (Nymphéa).

b) TÉRATOLOGIE. — Rétrogradation des étamines et des carpelles à l'état de lames foliacées vertes (virescence) ou colorées (pétalodie), soit d'une manière naturelle, soit sous l'effet des pratiques culturales (fleurs doubles) ; fleurs prolifères, montrant que le centre de la fleur est susceptible, dans certains cas, de se développer comme le ferait un bourgeon ; carpelles anormaux, ouverts et portant des étamines sur leurs bords.

c) ANATOMIE COMPARÉE des sporophylles de cryptogames, d'une part, et des organes sporifères (étamines et carpelles) de Phanérogames, d'autre part. Le rapprochement de la feuille ovulifère de Cycas et du carpelle des Légumineuses, par exemple, rend vraisemblable l'hypothèse que ce dernier soit une feuille repliée autour de sa nervure médiane et enveloppant les ovules qui prennent naissance sur ses bords, ce que confirme également l'étude histologique de ces carpelles et des cas de phyllodie de cet organe observés accidentellement chez des Légumineuses.

d) PALÉONTOLOGIE. — Elle fournit à l'anatomie comparée de nouveaux matériaux, des jalons supplémentaires : nous ne citerons que la comparaison des sporophylles des Ptéridospermées à celles des Benettitales, et des inflorescences de ces dernières à la fleur de certaines Angiospermes.

On peut résumer ce qui précède en disant que dans la « théorie classique » la fleur serait un « bourgeon terminal qui s'arrêterait dans sa croissance et tomberait quand le fruit se détache » (PLANTEFOL).

En ce qui concerne le pistil, la forme actuelle de la théorie classique correspond, à quelques variantes près, à l'exposé qu'en a donné Van TIEGHEM, en 1868. Le carpelle idéal, feuille ovulifère à bords repliés, est la pièce interchangeable et malléable, l' « élément préfabriqué », que l'ingéniosité du morphologiste déforme et soude pour reconstituer les fleurs les plus complexes, les ovaires apocarpes ou syncarpes, supères ou infères ; c'est le principe premier qu'une analyse parfois subtile retrouve toujours, à travers la variété des formes de stigmates comme au milieu des différents modes de placentation.

II. — Premières difficultés

Cependant il y a plus d'un siècle que la nature purement foliaire du pistil a été mise en doute, depuis que Duchartre a montré, en 1844, que le placenta « central » des Primulacées est libre de toute adhérence à la paroi de l'ovaire à tous les stades de son développement, et peut difficilement être considéré comme une dépendance des feuilles carpellaires qui forment cette paroi ovarienne. De même Payer (1857) concluait d'une étude organogénétique de la fleur, dans l'ensemble des Angiospermes, que « dans tout pistil il existe une partie axile, qui porte les ovules, et une partie appendiculaire ». Celakowsky, Warming, Gœbel — entre autres — ont soutenu ce dernier point de vue.

Devant l'ampleur prise par ce débat, l'Académie des Sciences mit la question au concours : c'est l'origine du mémoire capital de Van Tieghem (1868), dont les conclusions sont opposées à celles de Payer. L'étude de la course des faisceaux dans la fleur conduit Van Tieghem à rejeter toute idée d'une participation de l'axe.

La controverse s'est poursuivie jusqu'à l'époque actuelle. Un exposé pour la période antérieure à 1900 a été donné par Vidal (1900) et, pour la période postérieure, une analyse partielle a été faite par Brouland (1935).

Toutefois Van Tieghem avait dû, dans son mémoire, faire intervenir l'hypothèse de carpelles stériles qui n'auraient qu'un effet protecteur des ovules. Il a été amené à penser que, chez les Crucifères et les Papavéracées, la silique, ordinairement interprétée comme formée de deux carpelles, en comprendrait en réalité quatre (fig. 116) ; les deux premiers, ovulifères et réduits chacun à une colonne placentaire, seraient entourés par les deux autres, stériles et n'ayant qu'un rôle protecteur. Ces deux derniers tombent à la maturité du fruit, et il ne reste alors, à l'extrémité du pédoncule, qu'une armature constituée par les deux carpelles fertiles, les graines qu'ils portent et, chez les Crucifères, la « fausse cloison » qui les relie.

L'exemple des Crucifères et des Primulacées soulève donc deux sortes d'objections à la théorie classique et rend nécessaire deux amendements :

1° Chez certaines plantes (Crucifères), la fonction ovulifère se limiterait à une partie seulement des carpelles (« polymorphisme carpellaire ») ;

2° Chez d'autres (Primulacées), elle serait dévolue à l'axe ; il n'y aurait pas de feuille ovulifère, pas de carpelle à proprement parler (« acarpie »).

Dans les deux cas, l'idée générale est la même : les ovules et les placentas dont ils dépendent n'ont pas forcément la même origine que la « feuille carpellaire » sur laquelle ils paraissent insérés, et qui serait, elle, stérile à l'origine.

Les diverses théories qui ont vu le jour par la suite apparaissent comme un essai d'extension, à l'ensemble des Angiospermes, des faits précédents. Certaines se présentent comme une simple modification de la théorie de la métamorphose, généralisant simplement le polymorphisme (Saunders) ou la nature axile des ovules (Hagerup) ; d'autres représentent une conception très différente, franchement « acarpique ».

III. — Théorie du polymorphisme

Développée par Miss Saunders, dans de nombreuses publications, elle a pour origine l'étude du fruit de la « giroflée quarantaine » (*Matthiola incana*) et de diverses autres Crucifères (1923).

Dans cette famille, la position des stigmates manifeste un certain flottement ; ils surmontent tantôt les parois latérales de l'ovaire, tantôt les placentas (dans ce dernier cas ils ont été appelés « stigmates commissuraux » par les auteurs qui considèrent la silique comme formée de deux carpelles seulement, et les placentas comme constitués par la réunion des bords de ces derniers). La silique aurait donc potentiellement quatre stigmates et, par suite, quatre carpelles : deux stériles (carpelles valves) et deux fertiles ; ce sont les conclusions mêmes de Van Tieghem. Les carpelles fertiles, dépourvus de cavité et contractés en une colonne pleine qui constitue chacun des placentas, sont qualifiés pour cette raison de *carpelles solides*. D'ailleurs, il existe chez *Matthiola incana*, et chez quelques autres Crucifères, des fruits anormaux comportant notamment quatre valves, quatre placentas, quatre stigmates et deux cloisons.

E. Saunders a ensuite étendu ses conclusions aux familles voisines des Crucifères (Papavéracées, Résédacées, Capparidacées), puis aux familles les plus diverses des Angiospermes :

Monocotylédones : Liliacées, Orchidées, Burmanniacées, Eriocaulacées, Graminées.

Dialypétales : Berbéridacées, Caryophyllacées, Oxalidacées, Phytolaccacées, Malvacées, Rosacées, Papilionacées, Bégoniacées, Ombellifères, Sterculiacées.

Gamopétales : Primulacées.

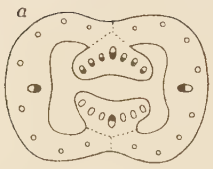
Ainsi, les stigmates sont valvaires ou commissuraux suivant les tribus de Papavéracées ; chez les Eriocaulacées, le pistil comporte trois loges, mais six stigmates.

Dans certains cas (Begoniacées, fig. 117) interviendrait un troisième type de carpelle, dit semi-solide, dans lequel le placenta forme une sorte d'écusson dépendant de la nervure médiane du carpelle. Cette interprétation me paraît importante, car elle est à rapprocher de la relation des ovules avec la nervure médiane chez les Magnoliales.

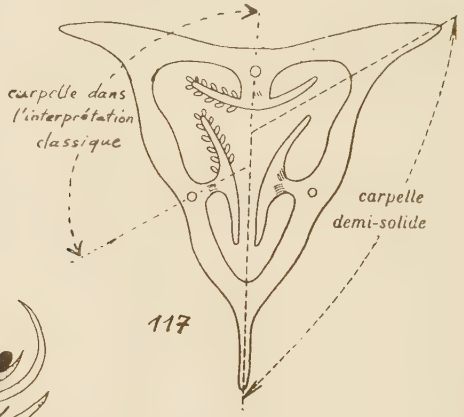
La théorie du polymorphisme a été fortement critiquée par de nombreux auteurs, entre autres Arber (1938), Bugnon (1925), Joshi et Rao (1933), Schaeppi et surtout Eames (1931). Cependant elle s'est imposée peu à peu dans le cas des Crucifères, dont l'interprétation a d'ailleurs donné lieu à une volumineuse bibliographie (des dizaines de publications) dont certaines très récentes (Puri, 1941). De véritables cas de polymorphisme ont été décrits tout à fait indépendamment des travaux de Saunders ; nous avons vu plus haut (chapitre VIII) la question des gynécées pseudomonomères.

IV. — Théorie du tégument-sporophylle (*Hagerup*)

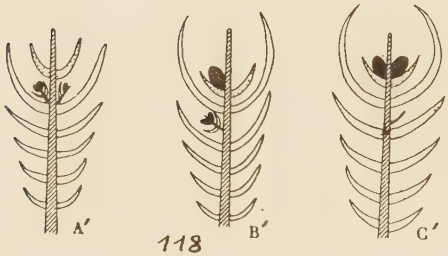
Hagerup a essayé d'interpréter le carpelle à partir des inflorescences ♀ des Gnétales et des Conifères. Chez *Ephedra distachya*, la fleur ♀ (fig. 120 B), insérée entre un axe *a* et une bractée *b*, comprend deux préfeuilles 1 et 2, soudées en un tube entourant l'ovule comme un périanthe ; cet ovule est formé du tégument *t* et de l'endosperme *e*. Un bourgeon axillaire de la même plante (fig. 120 A), inséré d'une manière analogue sur la tige *a* à l'aisselle d'une bractée *b*, comporte deux feuilles opposées 1 et 2, et la troisième feuille 3 en quadrature avec les précédentes, enfin le sommet de l'axe, a_1. La comparaison conduit à admettre que l'endosperme est l'homologue de a_1, et que le tégument de l'ovule est l'homologue de la feuille 3 : ce tégument serait donc une feuille ovulifère, une sporophylle. Dans la fleur de *Peperomia* (Pipéracées) le plan d'organisation est le même, mais il y a une paire supplémentaire de feuilles, C_1 et C_2, formant les carpelles (fig. 120 C). La comparaison de la fleur ♀ de *Gnetum* et de la fleur de Piper conduit aux mêmes conclusions; la seule différence avec le cas précédent est la présence de deux téguments ovulaires, qui seraient ainsi deux feuilles successives (fig. 120 D et E). Les carpelles des Angiospermes seraient alors des feuilles stériles indépendantes des ovules autour desquels elles constituent un simple involucre. Chez une Caryophyllacée par exemple, le placenta central serait un prolongement de l'axe, entouré d'un involucre de cinq carpelles formant les parois de l'ovaire. On peut supposer qu'une telle fleur résulte de la contraction d'une inflorescence de Conifère ; ce processus, qui se trouve ébauché chez les Genévriers (fig. 118) est schématisé par la figure 119.



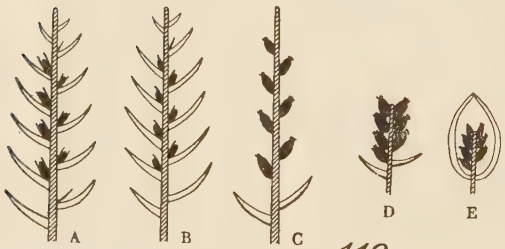
116



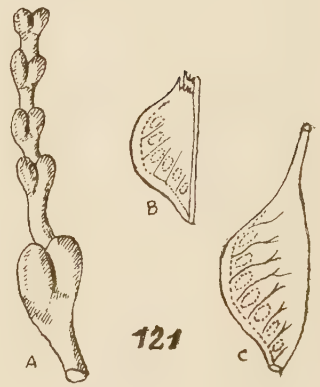
117



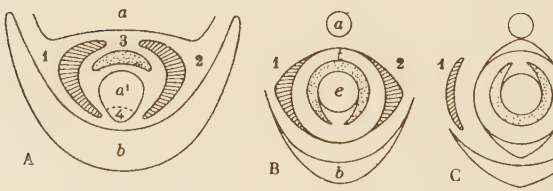
118



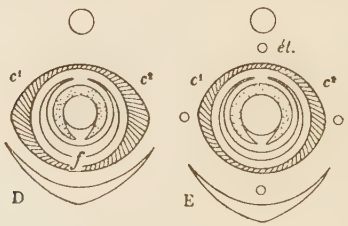
119

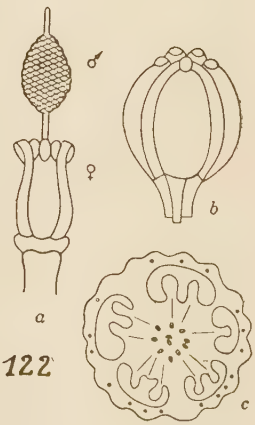


121



120





122

En définitive, la théorie de Hagerup, fondée sur l'homologie du tégument ovulaire, l'a conduit à admettre, d'une part la filiation des Angiospermes à partir des Gymnospermes, d'autre part la polyphylétie des premières qui dériveraient partie des Gnétales, partie des Conifères. Cela ne va pas sans difficultés. De l'étude comparée de l'ovule dans les Phanérogames, Schnarf tire les conclusions suivantes : « L'embryologie n'a jamais révélé de structure qui puisse permettre de rattacher les Angiospermes à l'un des groupes vivants de Gymnospermes... L'unité de la génération gamétophytique est indubitablement le principal argument tendant à démontrer que les Angiospermes sont monophylétiques » D'après Thomas (1931) aucun des groupes connus de Gymnospermes ne peut avoir donné les Angiospermes, et W. P. Thompson (1918) a montré que le bois des Gnétales et celui des Angiospermes avaient évolué de façon différente, et que les vaisseaux n'avaient pas la même origine dans les deux groupes. Il se peut cependant que l'évolution des structures florales ait été parallèle : Emberger a récemment (1944) attiré l'attention sur le fait que la tendance à la formation de l'ovule s'est manifestée d'une manière générale, bien qu'avec des fortunes diverses, dans les différentes lignées de plantes vasculaires. Ainsi, chez les Lycopodinées et les Articulées fossiles, groupes qui n'ont de rapports phylétiques bien apparents ni entre eux ni avec les Phanérogames, la sporophylle tend à entourer le macrosporange et à réaliser de la sorte un organe comparable à l'ovule de Hagerup.

Fig. 116. — Coupe transversale schématique d'une silique de *Glaucium*, montrant les 4 carpelles (d'après Van Tieghem).

Fig. 117.— Coupe transversale schématique d'un pistil de Bégonia (d'après Saunders).

Fig. 118. — Inflorescences des Genévriers : A′, *Juniperus Sabina* ; B′, *J. chinensis* ; C′, *J. communis*. En noir, les ovules (d'après Emberger).

Fig. 119. — Passage entre un cône de Conifère (A) et un gynécée de Centrospermée (E) (d'après Emberger).

Fig. 120. — Diagramme de fleurs de Gnétales et de Pipéracées. A et B, *Ephedra distachya* : A, bourgeon : B, fleur ; C, *Peperomia*, fleur ; D, *Gnetum*, fleur ; E, *Piper*, fleur ; *ét.* étamines (au nombre de 4) ; *a*, tige ou axe de l'inflorescence ; a^1, axe du bourgeon ou de la fleur ; *b*, bractée ; 1 et 2 (hachuré), préfeuilles qui deviennent les carpelles c^1, c^2, en D et E ; 3 (en pointillé), 3e feuille du bourgeon qui devient le tégument de l'ovule ; 4, ébauche d'une 4e feuille ; *t*, tégument ; *f*, second tégument ; *e*, endosperme (d'après Emberger).

Fig. 121. — Schéma montrant le passage d'un rameau à mégasporophylles de Caytoniale (*Gristhorpia*, A) à un carpelle d'une Renonculacée (Caltha, C.) par disparition des paires de cupules supérieures (B) et développement d'un style (d'après Thomas).
Les ovules et nervures qui les desservent, supposés vus par transparence sont représentés en pointillé.

Fig. 122. — *Cryptocoryne Griffithii* : *a*, inflorescence (la spathe est supposée enlevée) ; *b*, fruit ; *c*, coupe transversale du fruit (d'après Troll).

Au contraire des auteurs précédents (Saunders, Hagerup) qui considèrent le carpelle comme totalement ou partiellement foliaire, d'autres le regardent comme un organe sans équivalent dans l'appareil végétatif, tirant son origine, soit d'une structure très ancienne (théorie du télome) soit d'une néoformation récente (théorie de l'acarpie).

V. — Théories paléontologiques et théorie du télome

L'étude du groupe fossile des Caytoniales, qu'il a décrit du Jurassique moyen, a conduit Thomas à le considérer comme la souche des Angiospermes. Les restes qui ont été rapportés à ce groupe comprennent des feuilles ou des sporophylles. La mégasporophylle se compose d'un axe (ou rachis ?) portant une double rangée d'organes globuleux dits ovaires ; chaque ovaire est formé d'une capsule parcourue par une nervure médiane et produisant, le long de cette nervure, des ovules. Ceux-ci sont entourés par la cupule qui est presque entièrement close, ce qui fait penser à une angiospermie. Nous pourrions comparer ces cupules, sans prétendre évidemment à les homologuer, aux carpelles semi-solides (à cause de la position médiane des ovules), ou aux indusies d'un *Hymenophyllum*.

Thomas pense que cet organe peut être à l'origine d'un follicule de Renonculacée tel que celui de *Caltha*. On sait que ce follicule comprend une nervure dorsale et deux nervures marginales qui alimentent les ovules. Cet auteur pense qu'il pourrait dériver d'un organe ♀ de Caytoniale réduit à ses deux cupules inférieures (fig. 121) ; la nervure dorsale du carpelle serait l'homologue du rachis, chaque nervure marginale ovulifère l'homologue d'une cupule.

Une difficulté subsiste : l'ovule des Caytoniales n'a qu'un seul tégument, l'ovule des Angiospermes en a généralement deux. Ce fait conduit Gaussen à envisager l'ovule des Angiospermes comme résultant de la réduction, jusqu'à l'état monosperme, d'une cupule de Caytoniale dont la paroi serait devenue le tégument externe de l'ovule. Une foliarisation du rachis survenant d'autre part aurait donné naissance au limbe du carpelle. On passe ainsi à un organe foliacé portant sur ses bords une double série d'ovules, c'est-à-dire à une gousse ou à un follicule déroulé, comme il s'en rencontre parfois dans les fleurs tératologiques.

Dans la mesure où l'on admet que l'organe ♀ des Caytoniales est comparable à une fronde et sa partie médiane à un rachis, la conception de Thomas s'écarte en définitive assez peu de la théorie classique, la mégasporophylle des Caytoniales n'étant alors qu'une fronde de Pteridospermée dont les bords sont repliés au-dessus des ovules. La cupule est comparable à « une indusie de Pteridospérimée recouvrant un sore d'ovules » (Emberger).

Cependant Thomas paraît bien considérer l'organe ♀ des Caytoniales comme une inflorescence plutôt que comme une sporophylle, et le rachis comme une formation de nature axile ; pour lui le follicule n'est pas, à vrai dire, le résultat de la simplification d'une fronde, mais une sorte de rameau aplati, de cladode qu'il qualifie d'ailleurs de « reduced branch system ».

Tel est également le point de vue de Zimmermann (1945) qui attribue toutefois au carpelle, et à la feuille elle-même, une origine plus lointaine.

Pour cet auteur, il faut rechercher les ancêtres des plantes terrestres dans des algues dichotomisées et haplodiplobiontiques du type *Cutleria* ou *Cladophora* par exemple. Les premières plantes terrestres (groupe hypothétique, *Urlandpflanzen*) n'en différeraient que par l'habitat, le port dressé et la réduction du gamétophyte.

L'appareil végétatif s'est ensuite modifié par trois processus :

1° une soudure des rameaux primitifs ou « télomes » qui donnent des organes caulinaires à structure complexe; chaque faisceau d'une stèle serait le reste de l'appareil vasculaire d'un télome primitif ;

2° un aplatissement des extrémités, qui, en se combinant avec la soudure, donne naissance aux organes foliacés ;

3° une altération de la dichotomie primitive, aboutissant aux divers types de nervation.

Dans cette théorie, les organes reproducteurs sont d'abord des sacs terminant les télomes, comme les sporanges des Psilophytales. Par suite des modifications précédentes (phyllodie et soudure), ces organes reproducteurs se trouvent insérés finalement sur des parties foliacées. Le carpelle est, comme la feuille, un ensemble de télomes soudés ; il a avec la feuille un rapport de fraternité et non de filiation, de sorte qu'il n'existe pas véritablement de plan d'organisation commun à ces deux organes.

D'une manière analogue, l'androcée résulterait d'après Wilson (1937, 1942) d'une condensation de télomes à division dichotomique. Nous avons vu (chapitre VI) que chez les Dilléniacées les faisceaux destinés à l'androcée se divisent de nombreuses fois avant de pénétrer dans les étamines, et que celles-ci sont souvent groupées en fascicules. Ces faits que Wilson a déjà décrits chez les Dilléniacées et diverses Pariétales, et dont on connaît aussi d'autres exemples, sont généralement interprétés comme une tendance à la soudure d'étamines dont chacune constitue une unité. Pour Wilson au contraire, l'unité est le fascicule d'étamines avec son faisceau libéroligneux unique à la base, divisé ensuite ; dans presque toutes les

Angiospermes le fascicule serait cependant réduit jusqu'à ne comporter qu'une seule étamine, et il ne resterait comme traces de l'histoire antérieure de cet organe que des étamines à filet bifide témoins d'une ancienne dichotomie (*Tilia*) ou des étamines à trois traces (certaines Lauracées) ; ces deux types se présentent, nous l'avons vu, chez les Magnoliales.

La théorie du Télome est appuyée aussi par le fait que, dans l'état actuel de la paléontologie, les plus anciennes plantes vasculaires connues avaient un appareil végétatif formé d'axes dichotomes portant des sporanges terminaux, et étaient dépourvues de feuilles : la « sporophylle » aurait phylogénétiquement précédé la feuille.

VI. — Théories acarpiques

Suivant la théorie de l'Acarpie, développée simultanément par Thompson et Grégoire, il n'existe pas plus de feuille carpellaire que de feuille staminale, donc pas de sporophylle dans la fleur. Celle-ci est un axe portant des émergences sporogènes ; les plus inférieures de ces émergences sont stériles et forment, en partie tout au moins, le périanthe ; les autres donnent les étamines, le placenta, les ovules, les parois carpellaires et les stigmates. « *The carpellary theory of gynoecial construction has been a veil obscuring the true issue. Spore production is the only fundamental in flowering, and the floral apex, whatever be its final form, is the seat of origin of megaspores and is the gynoecium* » (Thompson, 1936).

Pour Thompson, il n'existe ni plan général d'organisation du carpelle, ni lien phylétique entre les divers types de pistil : ovaire infère et ovaire supère, follicule et akène sont des organes indépendants. L'architecture vasculaire de la fleur, support de la théorie classique, serait uniquement sous la dépendance de facteurs physiologiques. L'idée d'un plan préexistant est d'après cet auteur en contradiction avec ce que montre l'ontogénie du gynécée. « *The old carpellary theory and the recent modifications which have been proposed for it on lines of carpel polymorphism and fossil comparisons... retain the conception of the carpel as an organ to be explained in terms of pre-existing organs attached to the floral axis. They make no appeal to the actual genesis of either follicles or achenes in living plants* » (1934).

Grégoire affirme, de la même façon, que les pièces florales n'ont rien de foliaire. D'après lui, il existe entre l'axe d'une fleur et l'axe d'un bourgeon des différences si fondamentales que les dérivés des deux sortes de méristème ne peuvent être considérés comme homologues et que les carpelles doivent être regardés comme des organes *sui generis* : l'axe floral serait recouvert d'un manchon de méristème formateur des étamines et des carpelles.

On peut résumer de la manière suivante les différences que relève GRÉGOIRE entre la fleur, d'une part, le rameau feuillé ou le bourgeon, d'autre part.

a) *Dans le mode d'insertion des appendices.*

L'axe floral s'épuise après avoir produit les carpelles, sans former de massif terminal comme il s'en rencontre un au-dessus de la dernière feuille d'un bourgeon. Par suite le carpelle, au contraire de la feuille, se trouve inséré en position terminale.

b) *Dans le mode de différenciation.*

La formation de la feuille débute par celle d'une sole basale qui se forme sur le côté de l'axe et se prolonge en profondeur (« prolongement oblique sous-foliaire ») : ainsi le système conducteur, se différenciant d'abord à partir de l'ébauche foliaire, donne lieu à la formation, dans le prolongement sous-foliaire, de cordons procambiaux qui vont rejoindre la stèle de la tige. Cette stèle se présente alors comme formée de la réunion de tous les systèmes libéro-ligneux foliaires.

Au contraire, l'organe floral (sépale excepté) naît perpendiculairement au réceptacle, sans formation d'une sole. Un réceptacle convexe, dans une Renoncule ou un Magnolia par exemple, comprend, d'après GRÉGOIRE, un axe parenchymateux recouvert d'un manchon de méristème germinatif. Ce dernier bourgeonne superficiellement des émergences qui deviennent, suivant les cas, étamines, carpelles ou ovules ; ce qui explique, notamment, que des étamines puissent se former d'une manière accidentelle sur les bords d'un carpelle. Quant au système libéro-ligneux qui dessert ce manchon, il se différencie en général avant la formation des appendices, et de plus ne se trouve pas dans le prolongement de la stèle du pédoncule, mais constitue un système indépendant qui se greffe sur le système végétatif au niveau du réceptacle.

c) *Dans le mode de croissance.*

Si le carpelle est une feuille modifiée, on pourrait s'attendre à retrouver, du moins dans les premiers stades de son développement, un rappel de cette origine, c'est-à-dire à voir une lame foliacée infléchir ses bords et former, après soudure de ces derniers, un organe creux grossissant ensuite par croissance intercalaire. Les faits décrits par GRÉGOIRE sont différents : le carpelle apparaît dès l'origine comme un tube complet et aplati ; les parois collabées délimitent un espace virtuel, simple fente qui, s'accroissant ultérieurement par voie schizogène, devient la cavité du carpelle.

A chacun de ces arguments, on peut faire de sérieuses objections :

a) Il n'est pas certain que le carpelle soit dans tous les cas un organe terminal. Si, chez *Delphinium*, le carpelle unique coiffe effectivement le sommet de la fleur et la stèle qui en occupe l'axe (Brouland et d'autres auteurs), Newman, en revanche, décrit (1937) chez un Acacia, un massif floral terminal placé à côté du carpelle et non au-dessous de lui. La stèle florale se prolonge parfois, au delà de l'insertion du gynécée, par un tissu vasculaire résiduel, libéroligneux ou libérien, par exemple dans les genres *Caltha* (Smith), *Aquilegia*, *Actaea*, *Prunus*, *Albizzia* et *Bauhinia* (Eames) (1931), et diverses Primulacées (*superfluous tissue* de Eames).

Il est douteux que les carpelles englobent toute la calotte terminale de l'axe. Il est plus probable qu'ils annexent secondairement le tissu embryonnaire qui en forme l'extrême pointe. D'ailleurs, entre le comportement du carpelle et celui de la feuille, tels que les analyse Grégoire, il existe divers intermédiaires que cite Unruh (*Mesembryanthemum*, *Syringa*).

b et *c*). L'axe floral est, morphologiquement, la prolongation d'un axe végétatif. Il peut, d'ailleurs, occasionnellement repasser à l'état végétatif dans les fleurs prolifères. Si les deux types d'axe sont différents, on doit observer une zone de transition comportant des remaniements. « Notre matériel ne nous a pas permis de saisir ce passage », écrit Grégoire.

D'autre part, des recherches organographiques récentes ont montré que les carpelles se développent suivant les mêmes lois de croissance que les feuilles. Sprotte (1940) a constaté que les primordia carpellaires se forment comme les ébauches foliaires par division périclinale de cellules sous-épidermiques de l'axe. La suite du développement comporte, pour les deux types d'organes, une croissance en longueur, apicale tout d'abord, puis intercalaire, et une croissance en largeur due a une activité méristématique de cellules sous-épidermiques situées au bord de l'organe. On observe, il est vrai, dans certaines feuilles, une croissance marginale d'origine épidermique, mais Leinfellner (1940) a rencontré et décrit ce processus dans les carpelles de sept espèces appartenant au groupe des Fluviales. Sprotte a comparé également le mode de formation et de différenciation des nervures dans les feuilles et les carpelles, mais ses résultats, dans ce domaine, sont relativement fragmentaires.

Enfin le fait que le carpelle apparaisse au début comme un tube ou comme une cupule, n'est ni général ni probant. Nous avons vu chez les Magnolias, et Bugnon a montré (1925) chez les Légumineuses (*Lathyrus*), que l'ébauche carpellaire se présente, en coupe transversale, comme un fer à cheval, et que la soudure de ses bords n'intervient qu'assez tardivement. Même lorsque cette soudure est un fait acquis dès le début, on peut l'interpréter cependant comme une accélération embryogénique.

C'est par des voies très différentes que Plantefol a été également conduit à rejeter l'homologie florale des étamines et des carpelles.

La disposition des feuilles dans l'appareil végétatif montre un certain nombre d'anomalies que la considération d'une « spirale génératrice » unique ne peut expliquer ; l'analyse de ces anomalies, ainsi que l'expérimentation (destruction partielle du point végétatif), ont permis à Plantefol de mettre en évidence plusieurs hélices foliaires : la phyllotaxie est en quelque sorte une vis à plusieurs filets (souvent deux ou trois chez les Dicotylédones). Les sépales, et dans certains

cas les pétales, se placent dans le prolongement de ces hélices ; par contre ces règles de phyllotaxie cessent d'être valables pour les pièces reproductrices. Le fonctionnement du sommet végétatif et celui du sommet floral seraient donc différents, les feuilles étant produites par un méristème annulaire dépendant de la tunica qui s'épuiserait dans la fleur en donnant les verticilles parianthaires, les pièces sporifères dérivant alors du corpus. Les pièces tératologiques, telles que pétales portant des anthères sur leurs bords, seraient dues à un entraînement mécanique de fragments du corpus au cours de la croissance des pièces périanthaires.

Une observation de Blakeslee et Satina (1943) vient à l'appui de cette hypothèse : dans des chimères périclinales de *Datura* où le point végétatif comprend deux couches d'origine différentes que l'on peut repérer, ainsi que leurs dérivés, par leurs caractères cytologiques, une partie des parois latérales et des septums des carpelles a une origine analogue à celle des feuilles, mais le reste du carpelle — et en particulier les placentas et les ovules — dérive d'une zone plus profonde. D'autre part, Grégoire considère que la structure des méristèmes floraux ne montre pas de différence nette entre tunica et corpus, mais une masse plus homogène (donc peut-être réduite au seul corpus ?).

VII. — Vue d'ensemble sur les diverses théories

Au terme de cet exposé, jetons un coup d'œil récapitulatif sur le réseau de théories qui entoure la nature du carpelle.

Nous avons vu plus haut qu'il paraissait exister, dans cet ensemble d'apparence disparate, deux fils conducteurs : la stérilité de tout ou partie des feuilles carpellaires et la participation de l'axe à la constitution du pistil. La figure 123 et le tableau qui l'accompagne (Ozenda, 1946) démontrent suffisamment cette conception. On peut s'étonner qu'un organe à première vue aussi simple ait provoqué de telles polémiques, mais en fait, les diverses théories donnent l'impression qu'elles s'enchevêtrent beaucoup plus qu'elles ne s'affrontent. Un point est bien souvent passé sous silence : quel est le degré de généralité des faits et des conclusions que l'on fait intervenir ? On a souvent raisonné comme si un type donné de carpelle était porté par une plante arbitraire. Pourtant le problème de l'origine d'un organe étant avant tout d'ordre phylogénique, ne peut être étudié indépendamment de l'évolution des plantes dans lesquelles on l'observe ; et dans un ensemble aussi diversifié que les Angiospermes, ce qui est vrai d'un groupe peut ne pas l'être d'un autre, le problème du carpelle peut ne pas se poser de la même façon, et la solution n'est pas forcément unique.

On a cependant bien souvent comparé des carpelles, des étamines et des feuilles choisis dans des groupes très différents. Mais dans quelle mesure a-t-on le droit de *choisir* ? La recherche des homologies est déjà délicate dans un groupe naturel ; dans un ensemble étendu et hétérogène elle ne peut se faire que de proche en proche et non par la comparaison de types lointains.

En particulier, l'importance prise récemment par les faits d'évolution pseudocyclique, dont il a déjà été question dans le chapitre précédent, est une incitation à la prudence.

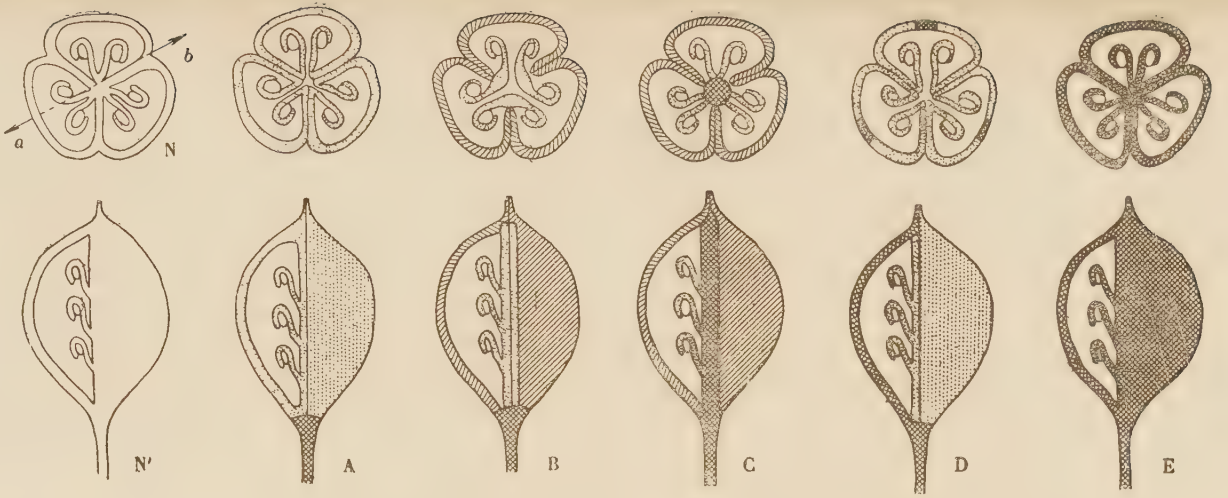
On sait que l'évolution procède bien souvent par soudure et par simplification des organes. Ainsi peut prendre naissance un organe « surévolué » d'origine multiple qui se simplifie jusqu'à présenter une structure voisine du type simple originel : c'est un faux rappel ancestral. Chez les Euphorbiacées par exemple, certains genres ont des fleurs complètes groupées en chatons ; dans d'autres genres les fleurs se simplifient, deviennent diclines et se réduisent jusqu'à un ovaire seul ou une étamine unique, en même temps que les chatons se condensent : on arrive ainsi à la cyathe, inflorescence très contractée ressemblant à une fleur. D'autres Euphorbiacées présentent un second cycle de surévolution : les cyathes se groupent en incyathescences qu'une simplification progressive amène à présenter l'aspect d'une cyathe simple, c'est-à-dire à première vue d'une fleur (Gaussen, 1944). L'évolution du capitule des Composées présente des cycles analogues.

Chez les Aracées, le fruit de *Cryptocoryne* (fig. 122) est fait de cinq organes globuleux partiellement soudés entre eux et renfermant cinq loges ovulifères. Voilà, à n'en pas douter, un ovaire syncarpe pentamère. Mais non : au stade floral ces cinq « carpelles » sont surmontés d'une colonne portant des étamines ; il s'agit donc d'une inflorescence. C'est ce que montre d'ailleurs la comparaison avec les genres voisins d'Aracées (Troll, 1934). Voilà donc un type impossible à interpréter correctement en dehors d'une étude générale de la famille à laquelle il appartient.

Ainsi devons-nous considérer qu'un cas isolé a moins de portée qu'un exemple tiré

Fig 123. — Schéma et tableau indiquant les interprétations des divers auteurs.

N, coupe transversale schématique d'un ovaire trimère à placentation axile, telle qu'elle apparaît dans une observation macroscopique et exempte de toute hypothèse morphologique, les lignes de soudure entre les diverses pièces n'étant pas indiquées dans ces conditions. N', coupe longitudinale suivant la ligne *ab* de la figure N, faite suivant les mêmes conventions. — La coupe n'est pas tout à fait radiale, de manière à intéresser une cloison radiale et une ligne d'ovules. Il en est de même des 5 autres coupes longitudinales. A, B, C, D, E, coupes transversales et longitudinales, dans les diverses théories.



A) VAN TIEGHEM

Hypothèse classique :

Gynécée entièrement formé par un verticille de feuilles ovulifères (carpelles) constituant à la fois :

les parois de l'ovaire,
les placentas,
les téguments des ovules.

1re modification

Parois constituées par un verticille de feuilles carpellaires stériles, analogues à des bractées.

2me modification

Participation de l'axe à la formation...

B) SAUNDERS

Placentas et téguments des ovules formés par un verticille de feuilles carpellaires ovulifères.

C) HAGERUP

Placentas formés par un prolongement de l'axe. Téguments des ovules homologues de feuilles carpellaires.

D) THOMAS

... de la partie médiane des parois

E) THOMPSON-GRÉGOIRE

... de l'ensemble du gynécée

... des placentas

d'un groupe naturel étudié dans son ensemble. Il est d'autre part étonnant que les groupes primitifs, ou présumés tels, aient été si négligés des anatomistes. Certes la structure florale des Crucifères ou celle des Zingibéracées pose des problèmes d'un grand intérêt, mais il est toujours à craindre que les conclusions que l'on tire de l'étude d'un groupe aussi spécialisé ne soient valables qu'à l'intérieur des frontières de ce groupe.

C'est pour ces deux raisons (nécessité de l'analyse précise d'un groupe naturel, choix de ce groupe parmi les types primitifs) qu'après avoir essayé d'envisager le problème de la nature des sporophylles dans son ensemble, je me suis peu à peu résolu à une monographie anatomique des Apocarpiques ligneuses, dont je vais essayer de dégager ce qu'elle peut apporter à l'interprétation de la fleur.

B. — *Les apports de l'étude des Apocarpiques*

I. — Le périanthe

Il peut être considéré comme très généralement d'origine foliaire dans l'ensemble du groupe. Nous avons vu que chez les Magnoliacées la spathe est un intermédiaire entre les feuilles végétatives, dont elle a la morphologie externe, et les pièces périanthaires, dont elle a le mode de vascularisation ; autrement dit, dans la partie inférieure du pédoncule l'appareil vasculaire subit des remaniements anatomiques importants (appareil cortical) qui troublent les connexions vasculaires des pièces situées au-dessus, y compris celles de la plus externe, qui est une feuille (la spathe) indubitable, avec ses stipules et son limbe réduit mais reconnaissable. Toutes les pièces périanthaires sont analogues entre elles, et l'anatomie interne confirme qu'une distinction entre calice et corolle serait sans fondement.

Il en va de même dans les autres Magnoliales : *Schizandracées*, *Illicium*, *Paeonia*.

Chez les Anonacées, la différence entre calice et corolle commence à se faire sentir dans le mode de vascularisation ; toutefois il n'y a pas à ce sujet de différence fondamentale entre les verticilles, la modification profonde se produisant au contraire lorsqu'on passe de la corolle à l'androcée.

Chez les Dilléniacées par contre, si les sépales paraissent de nature foliaire, il n'en va pas de même pour la corolle. Les pétales sont généralement unifasciculés comme les étamines ; ils ont une base d'insertion étroite et sont très rapidement caducs. Comme dans le

cas des Renonculacées, il serait plus vraisemblable de les considérer comme des staminodes.

II. — L'étamine

Nous avons vu qu'elle est très variable : trifasciculée chez les Magnoliacées, unifasciculée ailleurs, elle possède souvent un connectif dépassant le sommet des anthères, et parfois renflé en tête (Schizandracées, Tétracérées, une partie des Anonacées).

Nous avons vu aussi que Wilson a attiré l'attention sur deux structures, observées par lui dans divers groupes, et qu'il considère comme primitives : les étamines à trois faisceaux, et les étamines a filet bifide. Les Magnoliales fournissent un argument important à l'appui des vues de Wilson : ces deux types y sont tous deux largement représentés. La plupart des Magnoliacées ont en effet des étamines à trois faisceaux, seules une partie des espèces de *Michelia* (et peut-être les genres monotypiques : *Alcimandra*, *Kmeria*, etc., dont je n'ai pu étudier l'androcée) font exception. Chez une partie au moins des espèces de *Schizandra*, l'étamine contient un faisceau à divisions dichotomes, rappelant la vascularisation de certaines sporophylles de Cycadées par exemple.

Wilson admet que le type trifasciculé est un reste d'une disposition dichotomique. Cela peut paraître surprenant ; mais le cotylédon par exemple est souvent trifasciculé et chez les Magnolias son faisceau central est bifide, attestant la persistance de la dichotomie. Ce « faisceau double » est souvent complètement divisé en deux, chez les Calycanthacées par exemple.

Un troisième caractère dont nous verrons plus loin à propos du carpelle qu'il doit lui aussi être regardé camme archaïque, a été signalé par Bailey dans les etamines de deux Magnoliales aberrantes, *Himantandra* et *Degeneria* : c'est l'insertion des sacs polliniques à la face interne du connectif et non sur ses bords.

III. — Le carpelle

Pour qui cherche le plan d'ensemble que la « théorie classique » garantit aux usagers, l'étude du carpelle dans les Magnoliales est assez décevante. C'est par le pistil des Magnolias que j'ai pris contact avec les recherches d'anatomie végétale, et ce n'est qu'au prix de quelques hypothèses que j'ai pu faire la liaison, qui me paraissait alors indispensable, avec la structure d'une feuille théorique. Et lorsque j'ai procédé à l'étude de la feuille *réelle* des Magnolias, j'ai

constaté que la réduction des deux sortes d'organes, feuille et carpelle, à un schéma commun n'allait pas sans difficulté.

Il en est de même dans les autres familles. Chez les Schizandracées le carpelle est trifasciculé alors que le nœud foliaire est unilacunaire ; chez *Illicium*, il est le seul appendice trifasciculé alors que feuilles, pièces périanthaires ou étamines ne reçoivent qu'une seule trace. Il reçoit 5 ou 7 faisceaux chez *Xylopia*, alors que la feuille en reçoit 3 ; 3 chez *Dillenia monantha*, alors que la feuille en reçoit 5, etc... L'histologie est différente également : le mésophylle du carpelle des *Dillenia* est généralement très lacuneux, celui des Magnolias contient des paquets aciculaires de sclérites, alors que les feuilles correspondantes ne possèdent pas ces différenciations ; mais il peut s'agir là d'adaptations physiologiques.

Mais la principale divergence par rapport à la théorie foliaire consiste dans le mode de raccord entre les ovules et les nervures. On sait que chez les Angiospermes, les faisceaux ovulaires dérivent d'une manière constante des nervures latérales du carpelle, et on attribue cette relation à la position des ovules le long des bords latéraux de la feuille carpellaire. Or, les Magnoliales font, d'une manière quasi-générale, exception à cette règle. Comme je l'ai montré précédemment (1942) les faisceaux ovulaires des Magnolias dérivent en grande partie de la nervure médiane. Peu après, Bailey, Smith et Nast ont signalé la même particularité chez les Winteracées et constaté que chez une Magnoliale aberrante de découverte récente, *Degeneria*, les ovules sont insérés à la face supérieure du carpelle, à mi-distance entre la nervure centrale et les bords. Enfin, j'ai trouvé la double vascularisation des ovules chez les Schizandracées.

Or, la position des ovules *au bord* du carpelle est elle-même loin d'être générale chez les autres Angiospermes : les cas de « placentation laminale » ne sont pas rares (*Papaver*, *Vallisneria*). Sprotte (1940) a constaté, en étudiant le développement de la fleur chez quelques Renonculacées, que les ovules apparaissent en position submarginale, à la face interne du carpelle. Ainsi l'insertion des ovules, c'est-à-dire la position des placentas sur le carpelle, manifeste un certain flottement. Les observations de Bailey et les miennes montrent que ce flottement est non seulement d'ordre morphologique, mais aussi d'ordre anatomique, car il s'étend aux raccords vasculaires. Il est logique dans ces conditions de penser que ces raccords ne sont pas réglés par un plan pré-établi, mais relèvent d'un déterminisme physiologique. Arnal, qui dans ses recherches sur la fleur des Violacées (1945) penche pour l'interprétation foliaire, fait cependant une réserve au sujet des placentas, qui seraient « une néoformation qui se produit au niveau de la région marginale des carpelles,

mais qui n'est pas purement et simplement la marge de la feuille (carpellaire) elle-même » ; les faisceaux placentaires seraient induits par la présence des ovules, agissant un peu à la manière d'un parasite ou d'une piqûre d'insecte.

Nous retrouvons ainsi la nécessité d'admettre une indépendance relative entre l'ensemble ovules-placentas et la lame carpellaire ; nous avons vu plus haut que cette distinction joue un rôle important dans les théories modernes du carpelle, et qu'elle semble se confirmer par exemple dans le cas du Datura.

IV. — L'ensemble androcée-gynécée. L'appareil cortical

Nous avons enfin à considérer, non plus l'étamine ou le carpelle pris isolément, mais le groupement de ces appendices dans la fleur. La présence d'un appareil cortical, en particulier, pose un délicat problème d'individualité des pièces.

Cet appareil cortical se présente, à des degrés divers, dans chacune des trois grandes familles que j'ai étudiées. Chez les Magnoliacées il s'étend à l'ensemble de la fleur, chez les Anonacées et les Dilléniacées à une partie du périanthe et à l'androcée.

Nous pouvons en donner une définition générale en disant que dans ces familles les faisceaux des pièces florales présentent une tendance à se souder entre eux avant de rejoindre la stèle de la fleur après avoir décrit un trajet plus ou moins long dans les tissus périphériques du réceptacle. Le fait a été décrit séparément pour l'androcée de *Dillenia*, *Wormia* et *Doliocarpus* (Wilson), *Asimina* (Smith), et *Paeonia* (Brouland) ; à cette liste j'ai ajouté *Hibbertia*, *Anona*, *Xylopia*, et surtout *la totalité des Magnoliacées*. Mais où finit le réceptacle et où commencent les appendices ? Pour Wilson, le fascicule staminal des Dilléniacées est un organe unique, même lorsque la partie confluente des traces est à l'intérieur du réceptacle. Cette opinion est plus difficile à admettre lorsque la totalité des traces staminales s'anastomosent en un réseau unique, comme c'est le cas chez *Anona* ou dans le « réseau périphérique » de *Paeonia*.

Chez les Magnoliacées, outre les traces staminales, les traces stylaires des carpelles confluent en un réseau cortical. Ce fait peut recevoir plusieurs interprétations.

a) Ou bien on admet, comme je l'avais fait précédemment (1942), que le carpelle est l'homologue d'une feuille à cinq traces, les faisceaux ovulaires montants correspondant aux « nervures marginales placentaires » et les faisceaux stylaires à des nervures intermédiaires (voir fig. 54) ; mais alors la soudure de ces derniers, d'un carpelle à l'autre, serait l'indice d'une véritable syncarpie, affectant non seule-

ment les parenchymes des parois latérales des carpelles comme chez les Anones par exemple, mais aussi la vascularisation de ces parois latérales.

b) Ou bien on considère que le mode d'irrigation des ovules est variable suivant les groupes et que chez les Magnoliales, peut-être par maintien d'une disposition ancienne, il dérive de la nervure médiane, les faisceaux stylaires représentant alors les vrais nervures marginales; dans ce cas la confluence de ces dernières a la même valeur que l'appareil cortical qui existe dans l'appareil végétatif des Calycanthacées, où les traces foliaires latérales se soudent les unes aux autres, tout le long de la tige, en formant quatre cordons indépendants de sa stèle.

c) Ou bien enfin que la présence de deux systèmes distincts dans l'axe floral indique deux catégories distinctes d'appendices : il y aurait une sorte de polymorphisme carpellaire, avec des carpelles fertiles formés chacun de l'ensemble de la nervure médiane et des ovules, et des appendices stériles correspondant aux parois latérales des follicules (On sait qu'à maturité il se produit chez les Magnolias une déhiscence dorsale suivant une double ligne, de part et d'autre de la nervure médiane). L'axe floral serait ainsi « cortiqué » par ces appendices stériles, un peu comme un rameau de *Casuarina* par exemple est cortiqué par la base décurrente des feuilles.

De ces trois interprétations, la seconde me paraît la plus vraisemblable ; de plus elle peut s'appliquer aussi à l'androcée. La sporophylle théorique des Apocarpiques apparaît ainsi, en résumé, comme un appendice trifasciculé.

Est-elle l'homologue d'une feuille ? Il est difficile de conclure catégoriquement dans un sens ou dans l'autre: ce que l'on peut dire à la suite de l'étude relatée ici, c'est que, dans son mode de développement comme dans ses rapports avec l'axe, le carpelle des Magnoliales ne présente guère de différence fondamentale par rapport aux pièces périanthaires ou aux feuilles, tout au moins, en ce qui concerne *la paroi* des carpelles, à l'exclusion des placentas et des ovules (1). Il est fort possible que dans les groupes plus évolués, des dérivés de l'axe prennent une part de plus en plus grande à la constitution du gy-

(1) Je rappellerai ici, que, d'une manière générale, je n'ai pas trouvé dans l'étude comparée du développement de la fleur et du bourgeon végétatif de différences aussi fondamentales que celles qu'y voit Grégoire. Je n'ai pu cependant étudier les très jeunes stades floraux, ceux qui précèdent l'apparition des primordiums staminaux, le matériel ayant été recueilli à un état trop avancé ; cette étude sera, je l'espère, faite ultérieurement et pourra permettre de voir à quel moment et suivant quel processus l'axe devient floral. Grégoire n'a pu lui non plus mettre en évidence ce stade.

nécée, et que celui-ci finisse par être constitué entièrement par des dérivés des zones profondes de cet axe.

L'appareil cortical n'est pas, nous venons de le voir, limité aux Magnoliacées, mais il est réduit sensiblement dans les autres groupes. Chez *Paeonia*, le pédoncule contient souvent des faisceaux corticaux, en relation avec les sépales ; de plus l'intervalle compris entre le périanthe et les carpelles, et qui correspond à l'ensemble de l'androcée et du disque, est occupé par le « réseau périphérique » décrit par Brouland, et duquel s'élèvent verticalement les faisceaux qui se rendent dans les étamines. Chez *Xylopia*, il existe dans le fond de la coupe réceptaculaire un semblable réseau, d'où s'élèvent des groupes de faisceaux destinés aux pédicelles carpellaires. Mais dans aucun de ces cas le système cortical ne s'étend à l'ensemble de la fleur. De même chez *Anona* et les Dilléniacées il fait défaut dans le pistil.

Quelle peut être sa signification phylogénique ? Si nous admettons, pour des raisons déjà plusieurs fois évoquées, que les Anonacées sont à un niveau d'évolution supérieur aux Magnoliacées, et que dans cette dernière famille le genre *Michelia* est le plus évolué, nous pouvons alors regarder l'appareil cortical comme une structure en voie de réduction, qui est absente de l'appareil végétatif mais persiste dans la fleur (organe conservateur) des Magnoliacées, diminue déjà d'importance chez *Michelia* et n'est que partiellement représentée chez les Anonacées. Dans ces derniers types, la vascularisation des pièces florales tend à s'incorporer rapidement à la stèle, et cette incorporation, encore imparfaite chez les Dilléniacées, devient complète dans les groupes plus évolués.

J'ai signalé à plusieurs reprises la fréquence de faisceaux à structure concentrique dans l'appareil cortical. Ces faisceaux se rencontrent fréquemment dans d'autres plantes. Certains auteurs veulent y voir un dispositif ancestral, reste d'une structure polystélique. Mais ce qui est possible dans certains groupes, les Cycadées par exemple (Matte, Gaussen), ne l'est pas forcément dans les autres. Des faisceaux concentriques se rencontrent dans des familles très évoluées, dans le pétiole ou l'inflorescence des Gamopétales par exemple. Ils représentent sans doute, et chez les Magnoliacées aussi, une structure d'origine simplement physiologique : un faisceau qui ne fait pas partie d'une stèle, mais se trouve placé dans une masse homogène de parenchyme cortical ou médullaire, a sa polarité modifiée, ou plutôt perd la polarité qui le rendait collatéral et devient concentrique.

Donc, bien que l'interprétation des faisceaux concentriques comme une structure archaïque puisse représenter un argument en faveur du caractère primitif du système cortical, je pense que cette interprétation est beaucoup trop hypothétique et ne doit pas être retenue, jusqu'à enquête plus approfondie.

D'autre part, rien dans l'ontogénie ne différencie ces faisceaux corticaux des faisceaux stélaires normaux. Le procambium se différencie dans l'un et l'autre

cas de la même façon, en direction acropète vers l'appendice, et les premiers vaisseaux apparaissent près de l'insertion du carpelle sur l'axe, c'est-à-dire dans la « région nodale » du carpelle. Rien dans cette ontogénie ne s'oppose donc à l'assimilation des faisceaux corticaux à une concrescence de traces appendiculaires latérales.

La réduction que l'on constate dans l'appareil vasculaire se manifeste, et plus nettement encore, dans la morphologie externe de la fleur, en ce qui concerne le nombre de pièces florales. Chez les Magnolias américains à grandes fleurs (*M. macrophylla*, *M. tripetala*, *M. grandiflora*) le nombre de carpelles dépasse fréquemment la centaine et le nombre d'étamines peut s'élever à plus de 150 ; tous les carpelles parviennent à maturité et le fruit est un long strobile. Il en est de même de certains Magnolias asiatiques, par exemple de *M. pterocarpa* que l'on a souvent qualifié de « fossile vivant », *M. Delavayi*, *M. Henryi*, *M. hypoleuca*, et aussi de beaucoup de *Talauma*. Par contre, chez les Magnolias du groupe du *M. conspicua*, le nombre d'étamines est plus faible et une partie des carpelles avorte au cours de la maturation. Chez *Alcimandra* et surtout *Michelia* et *Elmerillia*, le nombre des carpelles est déjà faible dans la fleur et peu d'entre eux murissent. Chez *Pachylarnax* enfin, il n'y a dans la fleur que deux ou trois carpelles. Dans les Anonacées, la variation est grande aussi, et certains types ont un gynécée oligomère (*Asimina*). Dans les Dilléniacées, les Dilléniées ont généralement 10 à 20 carpelles, mais dans les autres tribus il n'y en a souvent que deux ou trois, parfois un seul.

D'autre part, chez *Michelia* et *Alcimandra* un intervalle nu sépare sur le réceptacle la zone staminale de la base du pistil. La signification de ce gynophore n'est pas claire. On peut penser à une disparition des étamines supérieures : chez Manglieta et chez divers *Magnolias* la zone d'insertion des étamines est, en effet, une colonne allongée, et chez *Paeonia* le disque semble avoir la valeur d'une région staminale stérile. Il peut s'agir aussi d'une simple élongation de l'axe, ayant son équivalent dans le grand allongement des pédicelles carpellaires chez certaines Anonacées ou dans les carpelles de *Schizandra* et d'*Euptelea* qui sont eux-mêmes légèrement stipités (1).

(1) [On rencontre d'autre part des gynophores dans d'autres groupes, par exemple dans les Crucifères, les Capparidacées, les Rosacées-Chrysobalanoidées : ce sont des types assez spécialisés et le gynophore pourrait être un caractère acquis. Toutefois c'est chez les Crucifères les plus primitives (tribus des Stanleyées et des Romanschultziées) que se rencontre un gynophore, et l'apparition de ce dernier dans les fleurs tératologiques d'autres Crucifères a été récemment avancée comme preuve de son caractère ancestral.]

* * *

Au total, la morphologie externe aussi bien que l'anatomie interne montrent que la fleur des Apocarpiques est une structure en voie de réduction. Le grand strobile des Magnoliacées primitives, portant des pièces sporifères très nombreuses et contenant trois systèmes vasculaires emboîtés, se contracte progressivement en un réceptacle globuleux portant un androcée et un gynécée oligomères, tandis que les faisceaux se condensent par incorporation à la stèle des formations corticales. Cette rétraction est déjà sensible à l'intérieur de la famille des Magnoliacées, et l'est encore davantage chez les Anonacées. La dioecie, qui en est un aspect, apparaît également (*Kmeria*, Schizandracées, Lauracées),

Une telle réduction florale est, on le sait, une voie générale de l'évolution ; Thompson en a analysé divers exemples : il a montré en particulier que la gousse des Légumineuses étaient probablement le reste d'un strobile portant plusieurs organes semblables (1929). Dans les Apocarpiques, cette « *advancing sterility* » a pour effet l'effacement rapide des structures primitives : il était donc absolument nécessaire de substituer aux connaissances fragmentaires déjà acquises sur l'anatomie florale de ce groupe une étude plus précise comportant de multiples jalons. Je reconnais que je suis moi-même loin d'être parvenu à toute la précision souhaitable ; j'espère avoir du moins contribué à préciser les grandes lignes de cette évolution.

CHAPITRE XI

ESSAI SYSTÉMATIQUE ET PHYLOGÉNIQUE

Il nous reste maintenant, après avoir envisagé l'évolution des divers caractères sur la base de la systématique et de la phylogénie généralement admise pour les Apocarpiques, à essayer de faire la synthèse des résultats obtenus, et à les appliquer à la recherche d'une classification naturelle des groupes étudiés ici.

Nous avons vu que l'ensemble des caractères morphologiques et anatomiques déjà connus et de ceux que j'ai étudiés confirme, d'une part la nécessité de la dissociation de l'ancienne famille des Magnoliacées en plusieurs familles distinctes, d'autre part l'homogénéité des grands groupes suivants : Magnoliacées *sensu stricto*, Schizandracées, Anonacées et Dilléniacées.

Outre le classement de ces groupes les uns par rapport aux autres et le rattachement des familles de moindre importance, j'étudierai ici la systématique interne des grandes familles, sauf celle des Anonacées pour laquelle les types que j'ai pu étudier sont trop peu nombreux eu égard à l'importance numérique de cette famille.

A. — *Rapports entre les genres de Magnoliacées*

1° Distinction des caractères évolutifs

1° Nous pouvons d'abord chercher à utiliser les caractères auxquels les systématiciens ont déjà fait appel pour la définition des genres. Ce sont surtout les trois caractères suivants, dont les deux premiers paraissent dépourvus de signification évolutive précise :

a) La structure des carpelles à maturité : libres, nombreux et déhiscents chez *Magnolia*, *Manglietia* et *Michelia*, ils sont coriaces et presque indéhiscents chez *Talauma*, concrescents chez *Pachylarnax* et *Aromadendron*, etc.

b) La présence d'un gynophore chez *Alcimandra* et *Michelia*, dont nous avons vu qu'il est probablement un caractère acquis ;

c) Le nombre d'ovules dans chaque carpelle : une dizaine chez *Manglietia*, que l'on peut de ce fait considérer comme plus primitif que tout le reste de la famille où ce nombre est deux (sauf dans quelques espèces de *Michelia* où il est de 5 ou 6).

2° A ces caractères, nous ajouterons les suivants, qui paraissent plus utilisables pour une phylogénie :

a) L'histologie du bois et l'anatomie nodale, dont nous avons vu précédemment qu'elles présentent une régression simultanée ;

b) Le nombre de pièces florales. Ainsi, les Magnolias américains (et quelques-uns des asiatiques) possèdent, on l'a vu, des carpelles et des étamines beaucoup plus nombreux que les Magnolias asiatiques. De plus, tous ces carpelles se développent dans le fruit des espèces américaines (et dans celui des *Talauma*) alors qu'une partie d'entre eux avortent chez les espèces asiatiques (et chez *Michelia*, *Elmerillia* et quelques *Manglietia*).

c) La soudure des stipules au pétiole. Ces stipules sont adhérentes au pétiole sur plus de la moitié de leur hauteur chez une partie des *Magnolia*, chez les *Talauma* et *Kmeria*. Elles sont libres ou soudées seulement par leur base dans les autres genres. Tout porte à croire que les stipules se sont formées à partir d'expansions du pétiole, comme on en observe chez les Dilléniées et en particulier chez des *Wormia* où elles forment au-dessus du bourgeon un étui comparable à celui des Magnoliacées : ces stipules ont donc été, à l'origine, adhérentes au pétiole sur toute leur longueur. La séparation sous forme d'un capuchon libre est sans doute une spécialisation ultérieure, qui se produit aussi par exemple chez les *Ficus* du groupe *elastica*. Il est à remarquer que les genres où le gynécée est en partie abortif au cours de la maturation, et que nous regardons comme plus évolués, ont des stipules libres.

d) Le port de la plante. En général il s'agit d'arbres à grandes fleurs terminales. Les *Elmerillia* et la plupart des *Michelia* sont des arbustes ou de petits arbres à fleurs axillaires, ce qui est actuellement regardé comme un caractère dérivé.

e) La dioecie de la fleur, caractère évolutif certain du genre *Kmeria*.

2° Recherche des types primitifs

Nous pouvons alors considérer comme primitives les Magnoliacées franchement aborescentes, à structure nodale complexe, à stipules soudées, à fleurs terminales et hermaphrodites, sans gynophore, contenant des carpelles nombreux et tous fertiles. C'est le cas d'une

partie des *Manglietia* et d'un certain nombre d'espèces de *Magnolia* telles que *M. pterocarpa*. (De ces deux types les *Manglietia*, avec leurs ovules nombreux, paraissent plus primitifs).

Au voisinage de *Magnolia pterocarpa*, on peut placer les autres espèces asiatiques à grand nombre de carpelles tous fertiles, notamment *M. Delavayi*, *M. hypoleuca*, *M. Henryi*. (Les magnolias américains ont des caractères floraux voisins, mais il est plus normal de placer les types primitifs en Extrême-Orient où le groupe est le plus abondamment représenté et atteint son maximum de diversification).

D'autre part, c'est de ce groupe asiatique que peut dériver le Liriodendron, dont la morphologie du fruit est très comparable à celle du *Magnolia pterocarpa*, avec la même aile aplatie dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie du carpelle.

3° Distinction des séries évolutives (fig. 124)

A partir de ce noyau primitif, on peut distinguer trois phylums :

A. — Une première série groupe des formes mégaphylles et à grandes fleurs terminales, à carpelles nombreux et tous fertiles, à deux ovules. Les stipules sont soudées au pétiole. Le nœud comprend 9 lacunes (rarement 7). Cette série comprend les Magnolias américains, la totalité du genre *Talauma* et s'achève par le genre *Kmeria*, qui est simplement un *Talauma* dioïque. En raison de la large répartition du genre *Talauma* représenté à la fois en Amérique et surtout en Extrême-Orient, il est plus vraisemblablement qu'il dérive de types voisins de *Magnolia pterocarpa* plutôt que des Magnolias américains.

B. — Une deuxième série comprend le reste du genre *Magnolia* (notamment le groupe du *M. conspicua*) et les trois genres *Aromadendron*, *Pachylarnax* et *Elmerillia*. Les stipules sont libres, les carpelles biovulés, moins nombreux et en partie abortifs. *Aromadendron* paraît assez voisin de *Magnolia*; par contre *Pachylarnax*, qui n'a que 2 ou 3 carpelles, et *Emerillia* dont les fleurs sont axillaires, semblent nettement plus évolués.

Aromadendron et *Emerillia* ont été longtemps inclus dans les *Talauma*, ainsi que *Kmeria* ; j'ai été tout d'abord frappé par la grande netteté de l'anneau scléreux cortical, que l'on rencontre dans ces quatre genres, mais j'ai observé cet anneau également dans *Magnolia pterocarpa*, et je pense qu'il doit se rencontrer dans d'autres types et n'a pas grande valeur systématique. La structure du fruit mûr, par exemple, qui éloigne très nettement *Elmerillia* de *Talauma* me paraît plus probante.

C. — Une troisième série comprend les deux genres *Alcimandra* et *Michelia*. Comme dans la deuxième série, les stipules sont libres et les carpelles en partie abortifs. Mais il y a par rapport à cette deuxième série trois différences :

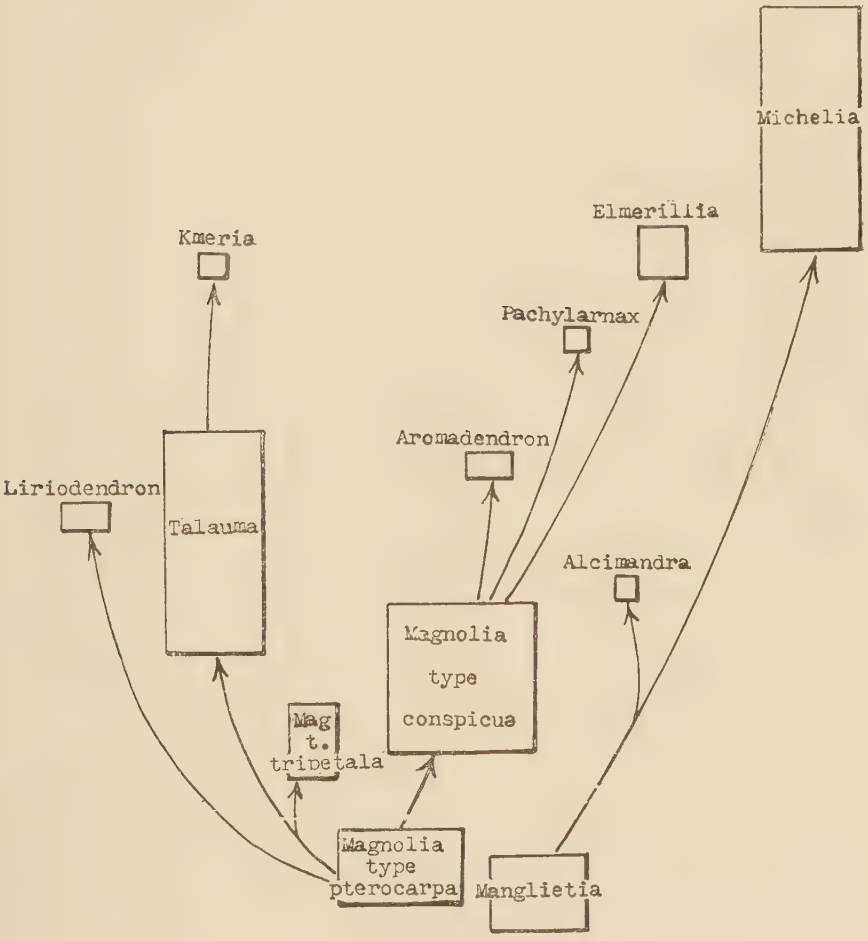


Fig. 124. — Relations entre les genres de Magnoliacées. La surface des rectangles est proportionnelle au nombre d'espèces de chaque genre ; ces rectangles sont placés d'autant plus haut dans la figure que les genres correspondants sont plus évolués, et d'autant plus étirés verticalement que les genres correspondants contiennent des espèces de degrés d'évolution différents.

1° Le nombre des ovules est souvent supérieur à 2 ;

2° La fleur présente un gynophore ;

3° L'appareil végétatif subit une réduction sensible : le genre *Michelia* compte divers arbustes microphylles, souvent à petites fleurs

axillaires (comme chez *Elmerillia*, qui marque la fin de la deuxième série). Le nombre des faisceaux nodaux émergents, qui était 9 ou 7 chez *Manglietia* tombe à 7 chez *Alcimandra*, à 5 et à 3 chez *Michelia*. La vascularisation de la fleur se réduit aussi notablement chez *Michelia*.

Cette troisième série est certainement la plus intéressante car sa valeur phylogénique dépasse le cadre des Magnoliacées. Si l'on suppose un *Michelia* qui serait dépourvu de stipules et dont l'albumen serait ruminé, rien ne s'opposerait, si ce n'est la comparaison avec les autres Magnoliacées, à ce qu'une telle plante fût classée dans les Anonacées. Dire que cette dernière famille dérive des Michelia serait certes une hypothèse risquée : mais ce que paraît montrer cette étude, c'est que l'évolution qui conduit aux *Michelia* à partir des *Manglietia* est parallèle à celle qui a du conduire aux Anonacées à partir des types magnolioïdes dont elles dérivent : réduction des vaisseaux vers le type à perforation simple, réduction du nœud vers le type trilacunaire, réduction de la taille de la plante et de la vascularisation de la fleur, formation d'un gynophore, disposition axillaire des fleurs, etc. Et si les Anonacées ont conservé des carpelles pluriovulés, remarquons qu'il en est précisément de même du genre *Michelia*.

B. — *Rapports des Magnoliacées et des Anonacées*

Nous allons d'abord récapituler les caractères qui sont communs à ces deux familles et ceux qui diffèrent de l'une à l'autre, puis rechercher une filiation possible entre elles.

Les affinités ont été reconnues très tôt, et basées tout d'abord sur la morphologie externe, notamment sur l'apocarpie de la fleur et la disposition acyclique du périanthe et de l'androcée.

Puis est venue la confirmation apportée par l'histologie : identité des appareils sécréteurs, des modes de sclérification (diaphragmes de la moelle), de la structure du liber dont la stratification décrite chez de nombreuses Magnoliacées doit être considérée comme quasi-générale dans la famille, à l'égal des Anonacées.

Enfin, l'anatomie topographique est, nous l'avons vu, assez semblable, notamment en ce qui concerne la structure interne de la fleur.

Il y a par contre quelques différences dans la morphologie externe (feuilles sans stipules chez les Anonacées) et l'anatomie interne (forme du point végétatif, structure de la plantule, et surtout histologie du bois). La différence la plus importante réside dans la présence de

vaisseaux à perforation simple et de fibres libriformes chez les Anonacées. Mais ces deux types d'éléments se présentent en partie aussi chez les Magnoliacées.

Il n'y a donc pas en définitive de séparation rigoureuse entre les deux familles et les observations décrites dans la première partie du présent mémoire renforcent encore les liens entre elles. Elles paraissent former un ensemble plus homogène que ne l'était l'ancienne famille des Magnoliacées, devenue l'ordre des Magnoliales d'Hutchinson. Comme d'autre part cet auteur range dans son ordre des Anonales les Anonacées et les Eupomatiacées et que ces dernières se placeraient plus naturellement, comme on l'a vu au chapitre VII, dans les Magnoliales, il semble donc que la coupure entre les deux ordres soit assez artificielle. A mon avis il y a lieu, non seulement de faire rentrer les Anonacées dans les Magnoliales, mais également, à l'intérieur de cet ordre ainsi élargi, de réunir Magnoliacées et Anonacées dans un même sous-ordre.

Hallier pensait que les Magnoliacées dérivaient des Anonacées ; il se basait sur la présence dans ces dernières de follicules polyspermes qu'il rapprochait des carpelles de Cycas, et d'étamines septées évoquant les sporanges des Marattiacées et des Benettitales. Nous savons maintenant que ces analogies sont beaucoup trop lointaines pour être prises en considération et qu'on ne peut se baser sur elles pour placer les Anonacées à la base des Angiospermes.

Que les Magnoliacées soient à un niveau d'évolution inférieur à celui des Anonacées, paraît par contre très vraisemblable : c'est du moins ce que montre le réceptacle floral allongé et les nombreuses pièces florales en disposition acyclique, alors que chez les Anonacées le réceptacle est globuleux, les pièces beaucoup moins nombreuses, l'androcée parfois verticillé et le pistil franchement syncarpe dans quelques types (*Monodora*).

La grande fleur terminale des Magnolias entourée de sa spathe qui est une feuille à peine altérée, représente un état relativement peu différencié. D'autre part le bois des Magnoliacées est, on le sait, beaucoup plus primitif.

Avons-nous le droit d'en conclure à une origine des Anonacées à partir des Magnoliacées ? Rien ne s'y oppose, si ce n'est l'impression générale, que j'ai signalée à plusieurs reprises, que le type Magnolia semble être relativement spécialisé, et représenter une sorte d'impasse. Par sa localisation géographique réduite, avec de nombreuses endémiques, il apparaît comme une forme relique, lorsque l'on considère en comparaison la grande extension des Magnoliacées fossiles, et la vitalité actuelle du groupe des Anonacées. Il semble raison-

nable d'admettre (voir p. 171) que les deux familles ont dérivé d'un tronc commun dont elles sont encore assez voisines, les Anonacées étant cependant un peu plus évoluées.

C. — *Affinités des Schizandracées, Illiacées et Eupteleacées*

Le rapprochement que je fais ici de ces familles repose sur les trois faits suivants :

a) Ce sont les seules Magnoliales ayant une structure nodale unilacunaire ; (l'unique faisceau se divise dès son émergence en cinq branches chez *Euptelea*, en trois chez *Schizandra* et *Kadsura*, et reste d'un seul tenant chez *Illicium*) ;

b) Les fibres du bois sont essentiellement des trachéides vraies, au contraire des deux familles précédentes ;

c) Leur nombre chromosomique est à base 14, alors qu'il est à base 19 dans les Magnoliacées et les Magnoliales homoxylées (Whitaker) :

Euptelea	14	Liriodendron	19
Illicium	28	Magnolia	38
Schizandra	14	Trochodendron	38
Kadsura	28	Tetracentron	38
		Drimys	76

En outre, le périanthe est franchement acyclique, au contraire de celui des Magnoliacées et des Anonacées.

Il est ainsi très probable qu'il s'agit d'un groupe naturel monophylétique à séparer des autres Magnoliales en un sous-ordre distinct. Des rapprochements entre ces trois familles ont déjà été partiellement établis par divers auteurs (Lemesle, Bailey (1).

Les Schizandracées sont certainement plus évoluées que les deux genres *Illicium* et *Euptelea* : la perforation de leurs vaisseaux est plus réduite et il y a aussi des vaisseaux simples ; la fleur est dioïque ; enfin leur port lianoïde, unique parmi les Magnoliales, est sans doute secondairement acquis. *Illicium* paraît de son côté un peu plus évolué qu'*Euptelea* : le système vasculaire y est plus simple et le pistil tend vers le type verticillé.

(1) Mac Laughlin a montré que d'après la structure du bois, *Euptelea* et *Illicium* s'éloignaient des Magnoliales, et il les a rapprochés des Hamamélidacées. Si l'on considère non pas seulement le bois, mais l'ensemble de tous les caractères, les affinités avec les Magnoliacées, par l'intermédiaire des Schizandracées, me paraissent plus fortes.

D. — *Affinités des autres Magnoliales*

Paeonia a été placé dans les Magnoliales par Hallier et par Kumazawa, *Eupomatia* dans les Anonales par Hutchinson et par Mac Laughlin. La réunion de ces ordres, proposée plus haut, rapprocherait ces deux genres dont certains caractères sont assez voisins. En particulier la fleur est périgyne dans les deux cas; la partie interne de l'androcée est transformée en staminodes chez *Eupomatia* et en disque chez *Paeonia*. A la différence de l'ensemble *Magnoliacées-Anonacées*, le liber n'est pas stratifié et la moelle non divisée en diaphragmes.

Himantandra et *Degeneria*, étudiés par Bailey, Smith et Nast, ont une structure florale très primitive et présentant des points communs. Ce sont vraisemblablement, dans l'état actuel des connaissances, les types les plus archaïques.

Cercidiphyllum a été rapproché d'*Euptelea* et d'*Illicium* par Mac Laughlin; je n'ai pu étudier la fleur de ce genre. C'est la seule Magnoliale à feuilles opposées, et les fleurs sont dioïques ; elle est donc assez évoluée.

Trochodendron et *Tetracentron* représentent chacun une famille monotypique, reliée aux Wintéracées par le bois homoxylé (1). Cet ensemble a été étudié en détail par Bailey et Nast ; il est assez différent des autres Magnoliales, mais nous avons vu qu'il s'en rapprochait par la structure du carpelle.

E. — *Rapports entre les genres de Dilleniacées*

Telle qu'elle est comprise actuellement, la famille des Dilléniacées comporte, on l'a vu plus haut, 300 espèces environ réparties en 11 genres et 4 tribus. La définition de ces dernières est fondée sur des caractères floraux (notamment sur la forme de l'étamine) et sur le port herbacé, frutescent ou arborescent : chacune de ces 4 tribus paraît constituer un groupe naturel homogène.

Laissant de côté les *Acrotremeae*, réduites à un seul genre sur lequel il existe peu de données et que je n'ai pu étudier faute de matériel, nous allons examiner si la classification des Dilléniacées est compatible avec leurs caractères anatomiques.

La tribu des Dilléniées, où l'on observe une syncarpie légère chez les *Wormia* et plus marquée chez les *Dillenia*, pourrait à première vue être considérée comme la plus évoluée, comme un terme de pas-

(1) Voir cependant l'Appendice, p. 175.

sage vers les Actinidiacées et les Théacées. C'était l'opinion de Baillon, qui réunissait à cette tribu le genre *Actinidia* dont le gynécée est comparable à celui des *Dillenia*. Mais l'étude anatomique s'oppose à cette conception. Nous avons vu plus haut que le genre *Dillenia* a un bois relativement archaïque, et, que c'est dans les Dil-

Fig. 125. — Relations entre les genres de Dilléniacées. La hauteur relative des noms de genres au-dessus de la base de la figure correspond à leur niveau d'évolution. En outre figurent dans ce tableau *Actinidia* et *Saurauja*, évolués par leur nœud unilaculaire et leur syncarpie; de plus *Actinidia* a des fleurs diclines.

léniées que la structure nodale est la plus complexe et probablemen la plus primitive. De plus, la grande fleur souvent terminale à pièces nombreuses, la dilatation stipuliforme des pétioles des *Wormia*, la syncarpie légère, le port arborescent sont autant de caractères qui rappellent les Magnoliacées, affinité que Baillon lui-même soulignait avec force, et que la distribution géographique (Extrême-Orient et Indo-Malaisie) rend vraisemblable.

Les Hibbertiées, qui représentent le groupe le plus nombreux, sont localisées en Australie et dans les îles voisines : Nouvelle-Guinée.

Nouvelle-Calédonie. La structure nodale est réduite au type trilacunaire, mais le bois présente encore des vaisseaux à perforations scalariformes ; les fleurs sont moyennes ou petites, groupées, le gynécée oligomère. C'est un type moyennement évolué mais déformé par l'adaptation xérophytique qui est marquée par le port éricoïde des *Hibbertia* et l'aphyllie des *Pachynema*.

La tribu des Tétracérées paraît moins homogène. Elle est définie par la dilatation du connectif des étamines en une tête globuleuse qui écarte les loges de l'anthère l'une de l'autre. Chez *Curatella*, le nœud est pentacunaire et le bois scalariforme ; chez *Tetracera*, par contre, le nœud est trilacunaire et les vaisseaux ont une perforation simple ; *Davilla* paraît intermédiaire. Quant à *Doliocarpus*, il présente, seul de toutes les Dilléniacées, un accroissement secondaire anormal consistant en anneaux libéro-ligneux successifs, disposition qui me paraît probablement évoluée ; on la rencontre en effet çà et là dans des groupes qui présentent d'autres caractères évolutifs : dans une partie des Cycadées actuelles à l'exclusion des types fossiles, dans les *Gnetum*, les Ménispermacées, les Chénopodiacées.

Les Tétracérées sont presque toutes localisées en Amérique tropicale, surtout au Brésil ; seul le genre *Tetracera* possède une large répartition recouvrant la plus grande partie des pays tropicaux (C'est la seule Dilléniacée africaine, mis à part un *Wormia* malgache).

Dans l'état actuel des connaissances acquises sur les Dilléniacées, il paraît logique d'admettre comme origine de la famille (fig. 125), sinon les Dilléniées, du moins des types apocarpes ayant les caractères de cette tribu et des caractères encore voisins de ceux des Magnoliacées. Une distribution géographique primitivement continue aurait laissé, comme chez les Magnoliacées, deux noyaux principaux, l'un en Asie sud-orientale et en Océanie, l'autre en Amérique. Dans le groupe océano-asiatique les deux genres apocarpes *Didesmandra* et *Schumacheria* sont les plus voisins de la souche hypothétique ; les autres Dilléniées, d'une part, les Hibbertiées, d'autre part, représentent deux groupes dérivés.

Remarquons en passant que dans chacune des deux tribus se dessinent des directions d'évolution secondaires. La zygomorphie se marque dans les *Schumacheria* et dans les *Hibbertia* de la section *Pleurandra* par le rejet de l'androcée d'un seul côté de la fleur. Les concrescences florales se manifestent dans *Wormia* et *Dillenia* par la syncarpie, dans *Didesmandra*, *Schumacheria* et les *Hibbertia* de la section *Candollea* par la soudure des étamines en faisceaux. Par ses caractères floraux le genre *Hibbertia* semble hétérogène et équivalent à la tribu des Dilléniées tout entière ; cependant ses caractères anatomiques

sont, nous l'avons vu, assez uniformes et il en va de même de l'histologie. Ajoutons que les espèces macrophylles à grandes fleurs terminales comme *Hibbertia scandens* relient assez directement les *Hibbertia* aux Dilléniées, et que l'anatomie florale est très semblable dans les deux groupes.

Quant au groupe américain, ses représentants actuels les plus primitifs sont les *Curatella* et les *Davilla*, où la réduction de l'appareil végétatif est moins accentuée que dans *Tetracera*. Les affinités de ce dernier genre avec les autres Tétracérées sont cependant si étroites que sa vaste distribution géographique si différente est surprenante.

Deux explications sont possibles : ou bien la tribu des Tétracérées a d'abord recouvert l'ensemble des pays tropicaux, et ses types les plus anciens ne persistent actuellement qu'en Amérique centrale, tandis que les *Tetracera* se sont maintenus partout, ou bien l'histoire de cette tribu s'est déroulée entièrement dans le nouveau monde, jusqu'à une migration récente des *Tetracera* en Afrique et en Océanie. Seule la recherche de types analogues à *Davilla* ou *Curatella* dans les régions tropicales de l'Ancien Monde pourra permettre de décider, suivant que l'on aura constaté la présence de ces types ou acquis la certitude de leur absence.

L'évolution à l'intérieur des Dilléniacées est, certes, loin d'être aussi nette qu'à l'intérieur des Magnoliacées. Les divers caractères que nous utilisons (histologie, anatomie topographique, morphologie florale) évoluent à des vitesses différentes, variant à la fois d'un caractère à l'autre et d'un genre à l'autre. Il résulte de cette évolution différentielle que, si les divers caractères sont encore « en phase » dans une famille primitive comme les Magnoliacées, il n'en va plus de même chez les Dilléniacées où nous avons déjà dans une même plante une mosaïque de caractères primitifs et évolués. La difficulté s'accroît à mesure que l'on s'élève dans la classification, comme on le verrait en recherchant les rapports des Dilléniacées avec les groupes plus élevés.

Cette famille constitue dans le système d'Hutchinson une sorte de plaque tournante ; cet auteur en fait en effet dériver deux grands ensembles, les Théales et les Rosales, et des ordres d'importance plus faible.

F. — *Essai d'un groupement d'ensemble*

Le rapprochement des résultats que nous venons de dégager un à un, conduit à proposer un ordre des Magnoliales correspondant dans le système d'Engler aux « Ranales arborescentes » à l'exclusion des Monimiacées et Lauracées, et dans le système d'Hutchinson à l'ensemble des Magnoliales et Anonales augmenté des Paeoniacées ; cet ordre aurait la composition suivante :

Sous-ordre I :

Dégéneriacées
Himantandracées

Sous-ordre II :

Wintéracées
Trochodendracées
Tétracentracées

Sous-ordre III :

Magnoliacées
Anonacées
Eupomatiacées
Paeoniacées

Sous-ordre IV :

Schizandracées
Euptéleacées
Illiciacées
(Cercidiphyllacées ?)

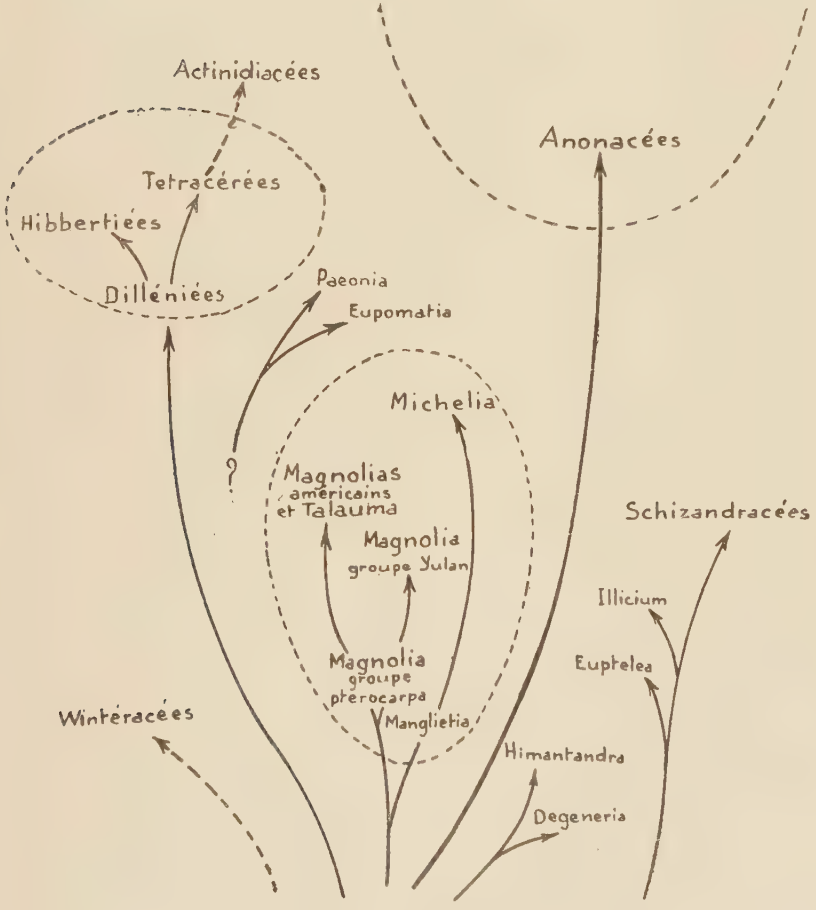


Fig. 126. — Phylogénie proposée pour l'ensemble des groupes étudiés dans le présent travail.

J'ai essayé d'autre part de dresser un tableau phylogénique des Apocarpiques arborescentes, des Dilléniacées et de quelques groupes dérivés (fig. 126). Ce tableau peut paraître décevant, car les principaux phylums proposés se présentent comme des groupes cryptogènes. Je suis convaincu qu'il ne peut en être autrement. Si les sous-ordres précédents correspondent vraisemblablement à des ensembles naturels il est à peu près impossible cependant de les faire dériver les uns des autres. Une phylogénie basée sur un seul caractère, le bois par exemple, peut bien conduire à disposer les familles d'Apocarpiques suivant une série linéaire, mais une telle hypothèse sera inévitablement en contradiction avec les lois générales de l'évolution pour la plupart des autres caractères. Je tiens par exemple la filiation des Magnoliacées à partir des Schizandracées pour une impossibilité absolue dans l'état actuel de la science de l'évolution. Les groupes actuels d'Apocarpiques sont tous spécialisés par quelques côtés, et la seule hypothèse en accord avec leur caractère disparate consiste à les considérer comme dérivant d'un tronc commun, actuellement inconnu, appartenant à des « Proangiospermes » et que nous nommerons plus simplement *Promagnoliales*, pour ne pas exclure la possibilité d'autres souches pour d'autres groupes d'Angiospermes. De l'arbre généalogique des Magnoliales, seules persistent aujourd'hui les branches ; chacune a conservé une partie des caractères ancestraux, et en a acquis d'autres. Seul un raisonnement synthétique peut nous donner une idée du type originel.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Dans la première partie de ce travail, j'ai résumé l'historique des travaux parus sur les Dicotylédones Apocarpiques et en particulier sur les Magnoliales. Après avoir rappelé comment, d'Adanson à Engler et à Hutchinson, s'est édifiée le systématique de ces plantes et de quelle manière s'est dégagée leur importance comme groupe de base des Angiospermes, j'ai analysé l'incidence des travaux les plus récents dans les divers domaines, floristique, histologique, systématique, phylogénique. J'ai indiqué d'autre part, après la liste des espèces que j'ai étudiées, quelques modifications techniques propres à alléger très sensiblement les méthodes habituelles de l'anatomie.

J'ai relaté ensuite l'ensemble des observations que j'ai effectuées sur les quatre familles suivantes : Magnoliacées, Schizandracées, Anonacées, Dilléniacées, ainsi que sur divers groupes de moindre importance, et notamment quelques genres dont la position systématique prête à controverse : *Illicium*, *Paeonia*, *Eupomatia*.

L'étude des Magnoliacées est la plus complète, ayant porté sur tous les genres, et concernant à la fois l'histologie, l'anatomie topographique dans l'appareil végétatif et la fleur, l'organogénie (structure du point végétatif, différenciation de la fleur, plantule) : de ces divers points seule l'histologie avait déjà donné lieu à des observations coordonnées.

Dans les autres familles j'ai étudié une partie des genres dans toute la mesure du matériel dont je disposais ; sur plusieurs points, notamment sur l'anatomie interne de la fleur, l'absence à peu près complète de documents antérieurs rendait malaisée une recherche d'ensemble, et j'ai dû me limiter à l'étude de quelques types.

J'ai procédé dans une deuxième partie à la comparaison et à l'interprétation des résultats. Au préalable, j'ai discuté la valeur du système libéro-ligneux pour l'anatomie comparée et la phylogénie, et montré qu'il peut être considéré, sous quelques réserves, comme un organe conservateur jouissant d'une véritable inertie phylétique, et que son étude représente réellement un moyen d'investigation d'une efficacité comparable à celle du squelette dans l'anatomie comparée des Animaux.

J'ai examiné ensuite un certain nombre de points sur lesquels les notions ordinairement admises se trouvent, partiellement ou totalement, en défaut dans les groupes auxquels j'ai eu affaire: la zone dite péricyclique de la tige, la structure du point végétatif, l'anatomie nodale, la valeur morphologique des pièces florales. Pour une partie de ces questions, j'ai cherché à dégager la marche de l'évolution des divers caractères et à mettre en évidence les formes primitives.

Enfin, dans un essai de synthèse, je me suis efforcé de proposer pour les groupes qui font l'objet de mon travail, une systématique et une phylogénie en accord avec les travaux des auteurs récents et avec mes propres observations, en particulier par une large introduction des caractères tirés de l'anatomie interne.

* * *

Peut-être pensera-t-on que ce travail ne tient pas les promesses de son titre. M'en tenant aux principes exposés dans l'Introduction, je n'ai voulu formuler aucune conclusion qui dépassât le cadre de mes résultats, et je me suis gardé de toute extrapolation. C'est ainsi que je n'ai pas cherché à ajouter un schéma supplémentaire à la liste déjà copieuse des « archétypes ». Je ne saurais dire si l'archétype des Angiospermes était ligneux ou herbacé ; si la première hypothèse me paraît plus probable, je connais cependant l'ampleur de la bibliographie contradictoire sur cette question, que j'ai dû laisser de côté, n'ayant travaillé que sur des plantes ligneuses.

Beaucoup d'anatomistes ont pris l'habitude de raisonner sur des schémas largement synthétiques, constamment remis en question par les faits, conservant pourtant une sorte de cours forcé. La systématique végétale de son côté est aujourd'hui très en retard sur celle des animaux, dans laquelle les notions de phylum et de groupe naturel ont pris une grande place. Il est donc indispensable de poursuivre l'*inventaire objectif* des observations anatomiques, de les comparer dans chaque groupe aux données apportées par la morphologie, la cytologie, la biochimie, la biogéographie, et de dégager ainsi peu à peu les affinités naturelles en tenant compte de tous les ordres de faits et en groupant les plantes de proche en proche, à partir des unités inférieures de la classification. C'est un travail certainement long et laborieux, et je n'ai pas la prétention de l'avoir réalisé, mais seulement de l'avoir entrepris, pour les familles que j'ai étudiées ici. C'est à ce prix seulement que l'on peut espérer faire de l'anatomie comparée et de la phylogénie autre chose qu'une juxtaposition d'hypothèses.

APPENDICE

Après la rédaction (mai 1948) de ce mémoire, j'ai reçu des publications récentes de Bailey et Nast, Croizat et Lemesle.

Bailey et Nast ont examiné l'appareil végétatif adulte de *Schizandra*, *Kadsura* et *Illicium* ; de cette étude extrêmement précise, puisqu'elle a porté sur 78 des 99 espèces connues, les auteurs concluent que ces trois genres sont étroitement affines et ont sans doute pour origine un ancêtre commun, mais qu'on ne peut faire dériver directement les deux premiers d'*Illicium*, dont le bois est par certains caractères plus évolué, et qu'il est nécessaire de les séparer tous trois des Magnoliacées *sensu stricto* dont ils diffèrent par la structure du bois, du liber, du nœud foliaire et de la feuille. Les auteurs ne paraissent pas considérer le péricycle comme un tissu autonome.

Lemesle, étudiant le bois secondaire de *Paeonia* dans lequel Kumazawa avait déjà rencontré la perforation scalariforme, constate la présence de fibres-trachéides analogues à celles qu'il a décrites chez les Magnoliacées, les Schizandracées et les Illiciacées, ce qui est une raison de plus de placer le genre *Paeonia* à l'intérieur de l'ordre des Magnoliales.

Dans l'ensemble, les résultats qui viennent d'être brièvement résumés ici sont donc en accord avec ceux du présent mémoire.

Enfin, pour L. Croizat, qui a étudié *Trochodendron* et *Tetracentron* sous des angles très divers (ovule et graine, anatomie florale, sclérites, distribution géographique) ces deux genres s'écartent complètement des Magnoliales et sont à rattacher au groupe Hamamelidales-Saxifragales, ainsi que *Cercidiphyllum*, sous forme de groupes monotypiques isolés.

BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie se rapportant aux groupes étudiés ici (surtout aux Magnoliacées) et aux questions générales intervenant dans ce mémoire est considérable. Seuls ont été cités ci-dessous les travaux les plus récents et ceux qui interviennent directement dans le texte de cette étude.

Une bibliographie plus détaillée se trouve dans les mémoires suivants : Arnal, Bailey et Nast, Bancroff, Foster 1939, Lemesle 1933, Mac Laughlin, Ozenda 1946 *b*, Puri, Solereder 1890, Tippo, Unruh, Vidal.

*
* *

Acqua C., 1887. — Sulla distribuzione dei fasci fibrovasculari nel loro passagio dal fusto alla foglia. *Malpighia*, I, p. 277-282.

Arber A., 1928. — The tree habit in Angiosperms. *New Phytol.*, 27, p. 68-84.

Arber A., 1940. — Studies in flower structure : VI. On the residual vascular tissue in the apices of reproductive shoots, with special reference to Lilaea and Amberstia. *Ann. of Bot.*, n. s. 4.

Arnal Cl., 1945. — *Recherches morphologiques et physiologiques sur la fleur des Violacées.* Thèse Dijon.

Bailey I. W. et Smith A. C., 1942. — Degeneriaceae, a new family of flowering plants from Fiji. *Journ. Arnold Arb.*, 23, p. 356-365, 5 pl.

Bailey I. W., Nast Ch. G. et Smith A. C., 1943 *a*. — The family Himantandraceae. *Journ. Arnold Arb.*, 24, p. 190-206, 6 pl.

Bailey I. W. et Nast Ch. G., 1943 *b*. — The comparative morphology of the Winteraceae. II. Carpels. *Journ. Arnold Arb.*, 24, p. 472-481, 6 pl.

Bailey I. W. et Nast Ch. G., 1944 *a*. — The comparative morphology of the Winteraceae. IV. Anatomy of the node and vascularization of the leaf. *Journ. Arnold Arb.*, 25, p. 216-221, 3 pl.

Bailey I. W. et Nast Ch. G., 1944 *b*. — The comparative morphology of the Winteraceae. VI. Vascular anatomy of the flowering shoot. *Journ. Arnold Arb.*, 26, p. 454-466, 4 pl.

Bailey I. W. et Nast Ch. G., 1945 *a*. — The comparative morphology of the Winteraceae. VII. Summary and conclusions. *Journ. Arnold Arb.*, 26, p. 37-47.

Bailey I. W. et Nast Ch. G., 1945 *b*. — Morphology and relationships of Trochodendron and Tetracentron. I. Stem. root and leaf. *Journ. Arnold Arb.*, 26, p. 143-154, 6 pl.

Bailey I. W. et Nast Ch. G., 1945 *c*. — Morphology and relationships of Trochodendron and Tetracentron. II. Inflorescence, flower and fruit. *Journ. Arnold Arb.*, 26, p. 267-276, 5 pl.

Bailey I. W. et Nast Ch. G., 1946. — Morphology of Euptelea and comparison with Trochodendron. *Journ. Arnold Arb.*, 27, p. 186-192, 4 pl.

Bailey I. W. et Nast Ch. G., 1948. — Morphology and relationships of Illicium, Schizandra and Kadsura. I. Stem and leaf. *Journ. Arnold Arb.*, 29, p. 79-89, 6 pl.

Baillon H., 1868. — *Histoire des Plantes*, t. I. Paris.

Bancroft H., 1930. — The arborescent habit in Angiosperms. *New Phytol.*, 29, p. 153-169 et 226-275. Bibliographie de 197 titres.

Bancroft H., 1935. — A review of researches concerning floral morphology. *Bot. Review*, I, n° 3.

Bentham G. et Hooker J. D., 1862. — *Genera plantarum*. Londres.

Bertrand P., 1947. — *Les végétaux vasculaires*. Paris.

Bonne G., 1928. — *Recherches sur le pédicelle et la fleur des Rosacées*. Thèse Paris.

Bouygues H., 1902. — *Structure, origine et développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones*. Thèse Paris.

Brouland M., 1935. — Recherches sur l'anatomie florale des Renonculacées. *Le Botaniste*, 27, p. 1-278.

Bugnon P., 1925. — La théorie du polymorphisme carpellaire et le cas des Légumineuses. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 72.

Chadefaud M., 1944. — Les Préphanérogames. *Revue Scientifique*, 82e année.

Chapman M., 1936. — Carpel morphology of the Berberidaceae. *Amer. Journ. of Botany*, 23, p. 340-348.

Colomb G., 1887. — Recherches sur les Stipules. *Ann. Sc. Nat.*, 7e s., 6, p. 1-76.

Cook M. T., 1941. — Germination failures of the Magnolia in Puerto Rico. *Journ. of Agric. of the University of Puerto Rico*, XXV, n° 4.

Crafts A. S., 1943 *a*. — Vascular differenciation in the shoot apex of Sequoia sempervirens. *Amer. J. of Botany*, vol. 30, p. 110.

Crafts A. S., 1943 *b*. — Vascular differenciation in the shoot apices of ten coniferous species. *Amer. J. of Botany*, vol. 30.

Croizat L., 1947. — Trochodendron, Tetracentron and their meaning in phylogeny. *Bull. Torrey Bot. Club*, 74, p. 60-76.

Cross G. L., 1942. — Structure of the apical meristem and development of the foliage leaves of Cunninghamia lanceolata. *Amer. J. of Botany*, 29, p. 288-301.

Dandy J. E., 1927. — The genera of Magnoliaceae. *Kew. Bulletin*, 30.

Diels L., 1917. — Ueber die Gattung Himantandra ; ihre Verbreitung und ihre systematische Stellung. *Engler. Bot. Jahrb.*, 51.

Dopp et Gautié A., 1928. — *Manuel de technique microscopique*. Toulouse.

Dorety H. A., 1908. — The seedling of Ceratozamia. *Bot. Gaz.*, 46, p. 202-220, 5 pl.

Dormer K. J., 1946. — Anatomy of the primary vascular sytem in dicotyledonous plants. *Nature*, 158, p. 737.

Douliot H., 1890. — Recherche sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames. *Ann. Sc. Nat.*, 7e série, 11, p. 283-350.

Durand Th., 1888. — *Index generum Phanerogamorum*. Paris.

EAMES A. J., 1928. — The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. *Amer. Journ. of Bot.*, 18.

ECKARDT, 1938. — Das pseudomonomere Gynaeceum. *Chronica Botanica*, 4, 206-208.

EMBERGER L., 1944. — *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants.* Paris.

ENGLER A. et GILG E., 1924. — *Syllabus der Pflanzenfamilien.* Berlin.

ENGLER A., PRANTL K., 1891. — *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 1re éd., III, t. 2. Leipzig.

ENGLER A. et PRANTL K., 1925. — *Die natülichen Pflanzenfamilien*, 2e éd., t. 21. Leipzig.

ESAU K., 1943 *a*. — Vascular differenciation in the vegetative shoot of Linum. II. The first phloem and xyleme. *Amer. J. of Botany*, vol. 30.

ESAU K., 1943 *b*. — Vascular differenciation in the vegetative shoot of Linum. III. The origin of the bast fibers. *Amer. J. of Botany*, vol. 30.

EVANS C. R., 1933. — Germination behavior of Magnolia grandiflora. *Bot. Gaz.*, 94, p. 729-754.

FINET A. et GAGNEPAIN F., 1904. — Flore de l'Asie orientale. *IVe Mémoire de la Soc. Botanique de France.*

FISHER M. J., 1928. — The morphology and anatomy of the flower of Salicaceae. *Amer. J. of Botany*, 15.

FOSTER A. S., 1939. — Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. *Bot. Rev.*, 5, p. 454-470.

FOSTER A. S., 1945. — Origin and development of sclereids in the foliage leaf of *Trochodendron aralioïdes* Sieb. et Zucc. *Amer. J. of Botany*, t. 32.

GAUSSEN H., 1944. — Les gymnospermes actuelles et fossiles. *Trav. lab. forestier Toulouse*, t. I.

GAUSSEN H., 1946. — Les gymnospermes actuelles et fossiles. *Travaux lab. forestier Toulouse*, t. II.

GAUSSEN H., 1947. — Surévolution et sénilité chez les végétaux. *Rev. scientifique*, nos 3268-3269.

GAUTHERET R. J., 1935. — *Recherches sur la culture des tissus végétaux : essais de culture de quelques tissus méristématiques.* Paris.

GOOD R., 1925. — The past and present distribution of the Magnoliaceae. *Annals of Botany*, 39, p. 408-429.

GÖPPERT, 1842. — Ueber die anatomische Struktur einiger Magnoliaceae. *Linnaea*, 16.

GRÉGOIRE V., 1935. — Données nouvelles sur la morphogénèse de l'axe feuillé dans les Dicotylées. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 200, p. 1349-1351.

GRÉGOIRE V., 1938. — La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. *La cellule*, 47, fasc. 3.

GRELOT L., 1897. — Sur le système libéro-ligneux floral des Gamopétales bicarpellées. *Ann. Sc. Nat.*, 8e s., 3, p. 1-153, 8 pl.

GROPPLER R., 1894. — *Vergleichende Anatomie des Holzes der Magnoliaceen.* Stuttgart.

HITZEMANN C., 1886. — *Vergleichende Anatomie der Toernstremiaceen*, Kiel.

Hunt, 1937. — A study of the style and stigma, with reference to the nature of the carpel. *Amer. J. of Botany*, 24, p. 288.

Hutchinson J., 1926. — *Families of flowering plants*, vol. I. Londres.

Jeffrey Ed. Ch., 1917. — *The anatomy of woody plants*. Chicago.

Joshi A. C., 1940. — The conservate character of the vascular system : comparative anatomy of normal and pentaphyllous bicarpellary flovers of Gagea fascicularis. *Ann. of Bot.*, n. s. 4.

Jovet S., 1943. — *Recherches sur les Anonacées d'Indochine*. Thèse Paris.

Kumazawa, 1935. — The structure and affinities of Paeonia. *The Botanical Magazine*. Tokio.

Kundu B. C., 1941. — Origin and nature of the so-called pericycle in the stem of dicotyledonous plants. *Proc. Ind. Sci. Congr.*, 28, n° 22.

Langeron M., 1942. — *Précis de microscopie*, 6e éd., Paris.

Larbaud, 1921. — Nouvelle technique pour les inclusions et les préparations microscopiques des tissus animaux et végétaux. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 172, p. 1317-1319.

Leclerc du Sablon, 1884. — Déhiscence des fruits chez les principales familles. *Ann. Sc. Nat.*, 6e sér., 18.

Leinfellner W., 1940. — Das epidermale Randwachstum der Fruchtblätter. *Botan. Archiv.*, 40.

Lemesle R., 1932. — Une particularité structurale chez les diverses espèces de Kadsura Juss. *C. R. Acad. Sc.*, 194.

Lemesle R., 1933. — De l'ancienneté des caractères anatomiques des Magnoliacées. *Rev. Génér. Bot.*, 45, p. 341-355, 4 pl.

Lemesle R., 1936. — Les vaisseaux à ponctuations scalariformes de l'Eupomatia et leur importance dans la phylogénie des Polycarpes. *C. R. Acad. Sc.*, 203.

Lemesle R., 1938. — Contribution à l'étude du genre *Eupomatia*. *Rev. Gén. de Bot.*, 50, p. 692-712, 2 pl.

Lemesle R., 1943. — Les trachéides à ponctuations aréolées chez le *Sargentadoxa cuneata* et leur importance dans la phylogénie des Sargentadoxacées. *C. R. Acad. Sc.*, 216, p. 496.

Lemesle R., 1945. — Les ponctuations aréolées des fibres des genres *Schizandra, Kadsura, Illicium* et leurs rapports avec la phylogénie. *C. R. Acad. Sc.*, 221, p. 113.

Lemesle R. 1946 *a*. — Les divers types de fibres à ponctuations aréolées chez les Dicotylédones apocarpiques et leur rôle dans la phylogénie. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11e sér., 7, p. 19-39.

Lemesle R., 1946 *b*. — Contribution à l'étude morphologique et phylogénique des Eupteléacées, Cercidiphyllacées, Eucommiacées. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 11e sér., 7, p. 41-52.

Lemesle R., 1947 *a*. — La constitution anatomique du bois secondaire homogène des Ipecacuanhas. *C. R. Acad. Sc.*, 224, p. 144-45.

Lemesle R., 1947 *b*. — Les divers types de trachéides et leurs principaux modes d'association chez les Dicotylédones hétéroxylées. *Rev. Gén. Bot.*, 54, p. 326-336.

Lemesle R., 1948. — Trachéides aréolées du type cycadéen dans le genre Paeonia, leur intérêt au point de vue systématique et phylogénétique. *C. R. Acad. Sc.*, 226.

Louis J., 1935. — L'ontogénie du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylédones et des Gymnospermes. *La Cellule*, 44.

Mac Laughlin R. P., 1934. — Systematic anatomy of the woods of the Magnoliales. *Tropical woods*, 33-40.

Maneval W. E., 1914. — The development of Magnolia and Liriodendron, including a discusion of the primitivness of the Magnoliaceae. *Bot. gaz.*, 57.

Mangenot G., 1945. — *Systématique des Angiospermes*, fasc. II. Centre Doc. Univ., Paris.

Marie P., 1885. — Structure des Renonculacées. *Ann. Sc. Nat.*, 6e série, 20, p. 5-180, 8 pl.

Matsuda S., 1894. — On the anatomy of the Magnoliaceae. *Jour. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan*, 6.

Moll und Janssonius, 1906. — *Mikrographie des Holzes*. Leiden 1906.

Morot L., 1885. — Recherches sur le péricycle chez les Phanérogames. *Ann. Sc. Nat.*, sér. 6, 20, p. 217-309, 6 pl.

Newman I. W., 1936. — On ontogeny of the angiospermic carpel. *Nature*, 137, p. 70.

Ozenda P., 1942. — *Recherches sur l'anatomie du pistil dans le genre Magnolia*. Diplôme d'Etudes Supérieures, mémoire polycopié, Paris.

Ozenda P., 1943. — Sur la vascularisation des carpelles et du pistil chez les Magnolia. *C. R. Acad. Sc.*, 217, p. 31.

Ozenda P., 1946 *a*. — Sur l'anatomie libéro-ligneuse des Schizandracées. *C. R. Acad. Sc.*, 223, p. 207.

Ozenda P., 1946 *b*. — La nature morphologique du carpelle. *Rev. Scient.*, 84e année, fasc. 7.

Ozenda P., 1947 *a*. — Structure du nœud foliaire des Magnoliacées et des Anonacées. *C. R. Acad. Sc.*, 224, p. 1521.

Ozenda P., 1947 *b*. — Anatomie des genres Aromadendron, Elmerillia, Alcimandra, Pachylarnax et Kmeria. *C. R. Acad. Sc.*, 225, p. 1360.

Parde L., 1943. — *Les feuillus*. Paris.

Parmentier P., 1895. — Histoire des Magnoliacées. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, 27.

Payer J.-B., 1857. — *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris.

Pellissier F., 1945. — *Recherches ontogéniques sur l'appareil vasculaire des feuilles de Dicotylédones*. Thèse pharmacie, Marseille.

Pellissier F., 1946. — La signification du point nodal initial au cours de l'édification de l'appareil vasculaire chez les feuilles. *C. R. Acad. Sc.*, 222, p. 676-678.

Petit L., 1887. — *Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie*. Thèse Paris.

Pitard J., 1889. — *Anatomie des pédoncules floraux*. Thèse Paris.

Plantefol L., 1947. — Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. La notion d'anneau initial. *Rev. gén. de Bot.*, t. 54, p. 49.

Plantefol L., 1948. — *Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle ; la théorie des hélices foliaires multiples*. Paris.

Plitt C., 1886. — *Beiträge zur vergleichende Anatomie des Blattstiels der Dikotyledonen*. Thèse Marburg.

Puri V., 1942. — Studies in floral anatomy. I. Gyneaceum constitution in the Cruciferae. *Proc, Ind. Acad. Sc.*, XIV, p. 166-187.

Puri G. S., 1945. — On the occurence of a gynophore in Draba sp. from Kashmir, with remarks on the phylogeny of the gynophore in the Cruciferae. *Curren. Sc.*, 14.

Reece Ph. C., 1939. — The floral anatomy of the Avocado (Persea americana). *Amer. J. of Botany*, 26.

Satina S., Blakeslee A. F., 1943. — Periclinal chimeras in Datura in relation to the development of the carpel. *Amer. J. of Botany*, 30.

Saunders, 1923. — A reversionary character in the stock (*Matthiola incana*) and its significance in regard to the structure and evolution of the Gynoecium in the Rhoedales, the Orchidales and others Families. *Annals of Botany*, 37.

Schmidt A., 1924. — Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkte. *Bot. Arch.*, 8.

Schnarf K., 1927. — *Vergleichende Embryologie der Angiospermen*. Berlin.

Sinnot E. W., 1914. — The anatomy of the node as an aid in the classification of the Angiosperms. *Amer. J. of Botany*, 1.

Smith G. H., 1928. — Vascular anatomy of Ranalian flowers. II. Menispermaceae, Calycanthaceae, Anonaceae. *Bot. Gaz.*, 85, p. 152-177.

Smith F. H. et Smith E. C., 1942. — The inferior ovary of Darbya. *Amer. J. of Botany*, 29.

Solereder H., 1890. — *Systematische Anatomie der Dikotyledonen*. Stuttgart.

Solereder H., 1908. — *Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Ergänzungsband*. Stuttgart.

Sprotte K., 1940. — Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblätter. *Bot. Arch.*, 40.

Steppuhn H., 1895. — Beiträge zur vergleichende Anatomie der Dilleniaceen. *Bot. Centrabl.*, LXII.

Sterling C., 1946. — Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens*. III. Cytological aspects of vascularization. *Amer. J. of Botany*, 33.

Thomas E. N., 1914. — Seedling anatomy of Ranales, Rhoedales and Rosales. *Annals of Botany*, 28.

Thomas H., 1931. — The early evolution of Angiosperms. *Annals of Botany*, 45.

Thomas J., 1934. — The nature and origin of the stigma. *New Phytol.*, 33.

Thompson W. P., 1918. — Independent evolution of vessels in Gnetales and Angiosperms. *Bot. Gaz.*, 65, p. 83-90.

Thompson J. Mc Lean, 1929. — Studies in advancing sterility. IV. The legume. *Publ. Hartley Bot. Lab.*, n° 6.

Thompson J. Mc Lean, 1934. — Comments on recent statements regarding the nature and origin of the angiospermic stigma. *New Phytol.*, 33.

Thompson J. Mc Lean, 1936 *a*. — On the gynoecial apex and the terminal legume of *Acacia longifolia* Willd. and *Acacia suaveolens* Willd. *Publ. Hartley Bot. Lab.*, n° 16.

Thompson J. Mc Lean, 1936 *b*. — Ontogeny of the angiospermic carpel. *Nature*, 137, p. 458.

Thompson J. Mc Lean, 1937. — Studies in advancing sterility. III. The state of flowering known as angiospermy. *Publ. Hartley Bot. Lab.*, n° 12.

TIPPO O., 1938. — Comparative anatomy of the Moraceae and their presumed allies. *Bot. Gaz.*, 100, p. 1-99.

TRECUL A., 1855. — Mémoire sur la formation des feuilles. *Ann. Sc. Nat.*, 3e sér., 20, p. 234-314, 6 pl.

TROLL W., 1933. — Zur Deutung des Blütenbaues fossiler Articulaten. *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 51.

TROLL W., 1934. — Beiträge zur Morphologie des Gynoezeums. III. Ueber das Gyn. einiger Helleboreen (Appendice). *Planta*, 21.

TRONCHET A., 1930. — Recherches sur les types d'organisation les plus répandus de la plantule des Dicotylédones. Leurs principales modifications. Leurs rapports. *Arch. de Bot.*, IX, p. 1-252.

UNRUH M., 1939. — Die morphologische Bedeutung des Karpells. Ein kritischer Sammelbericht. *Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, 26, p. 90-124.

UNRUH M., 1941. — Blattnervatur und Karpellnervatur. *Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, 27, p. 232-241.

Van THIEGHEM Ph., 1871. — *Structure du pistil et anatomie comparée de la fleur.* Paris.

Van THIEGHEM Ph., 1891. — *Traité de Botanique*, t. I. Paris.

Van THIEGHEM Ph., 1900. — Sur les Dicotylédones du groupe des Homoxylées. *Journ. Bot.*, 14.

VIDAL L., 1900. — *Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales.* Thèse Paris.

WHITAKER T. W., 1933. — Chromosome number and relationships in the Magnoliales. *Journ. Arnold Arb.*, 14.

WILSON C. L., 1937. — The phylogeny of the stamen. *Amer. Journ. of Botany*, 24.

WILSON C. L., 1942. — The telome theory and the origin of the stamen. *Amer. J. of Botany*, 29.

WILSON and JUST, 1939. — The morphology of the flower. *Botan. Review*, 5.

WINKLER H., 1940. — Zur Einigung und Weiterführung in der Frage des Fruchtsystems. *Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, 27, p. 92-130.

WINKLER H., 1941. — Verstehen wir das Gynoezeum der Angiospermen schon ? *Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, 27, p. 242-267.

WORSDELL, 1908. — A study of the vascular system in certain orders of Ranales. *Annals of Bot.*, 22, p. 651-682, 3 pl.

ZIEGLER H., 1895. — *Ueber den Verlauf der Gefässbündel im Stengel der Ranunculaceen.* Thèse, Erlangen.

ZIMMERMANN W., 1938. — *Phylogenie*, In *Manual of Pteridology*, 558-618.

ZIMMERMANN W., 1945. — *Hauptergebnisse der Telomtheorie.* Tübingen.

70. — Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris. — 6-1949

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Écologie des Lichens.

Vu et approuvé :
Paris, le 11 juin 1948.
Le Doyen de la Faculté des Sciences.
Jean CABANNES.

Vu et permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie de Paris,
Jean SARRAILH.